

DIE VERARBEITUNG AKUSTISCHER
PARAMETER IM MESENCEPHALON
DES GRASFROSCHES
(*Rana temporaria*)

Dietrich Noeske
—

Bochum 1976
— —

eingereicht am: 9. 11. 1976

mündl. Prüfung: 15. 12. 1976

Referent: Prof. Dr. J. Schwartzkopf

Koreferent: Prof. Dr. K. Hamdorf

**DIE VERARBEITUNG AKUSTISCHER PARAMETER
IM MESENCEPHALON DES GRASFROSCHES
(*Rana temporaria*)**

**Dissertation
zur
Erlangung des Grades eines
Doktors der Naturwissenschaften
der
Abteilung für Biologie
an der Ruhr-Universität Bochum**

**von
Dietrich Noeske
Wulfflatzke/Neustettin
(Pommern)**

Bochum 1976

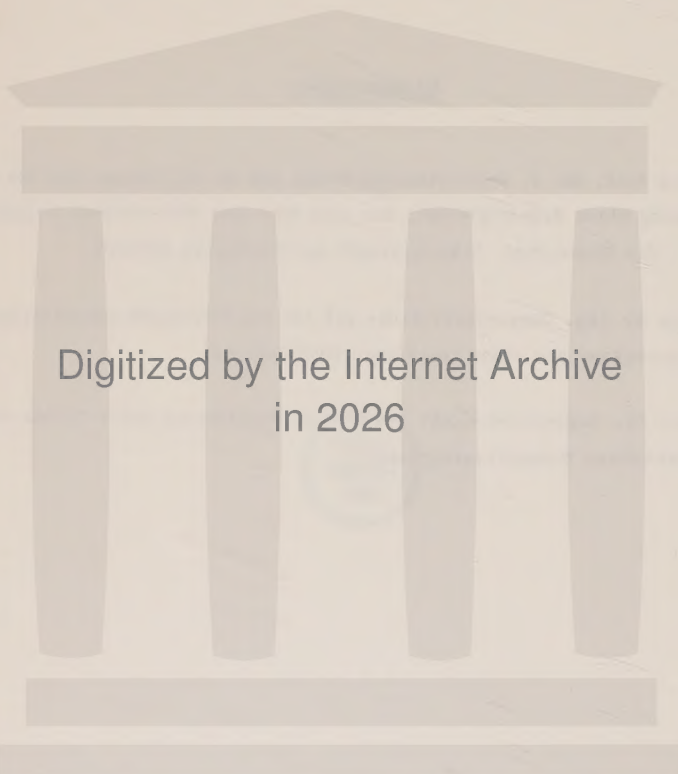


DANKSAGUNG

Herrn Prof. Dr. J. Schwartzkopff danke ich für das Thema und die Überlassung eines Arbeitsplatzes, der zum Teil mit DFG-Geräten ausgestattet war, die Herrn Prof. Schwartzkopff zur Verfügung standen.

Herrn Dr. Ing. Dörrscheidt danke ich für die hilfreiche Unterstützung am Laborrechner und viele fruchtbare Diskussionen.

Herrn Dr. Leppelsack danke ich für die Überlassung eines Teiles der verwendeten Computerprogramme.



Digitized by the Internet Archive
in 2026

DIE VERARBEITUNG AKUSTISCHER PARAMETER IM MESENCEPHALON DES GRASFROSCHES (RANA TEMPORARIA)

	<u>Seite</u>
1. Einführung	1
1.1 Bisheriger Kenntnisstand	1
1.1.1 Phonotaktische Reaktion	1
1.1.2 Verlauf der akustischen Bahnen	1
1.1.3 Physiologische Befunde	3
1.2 Problemstellung und Zielsetzung	4
2. Methodik	5
2.1 Versuchstiere	5
2.2 Operation	5
2.3 Akustische Reizgebung	6
2.4 Kontrolle der Stylusbewegung	7
2.5 Ableitkoordinaten	8
2.6 Ableitung und Registrierung	9
2.7 Datenverarbeitung	10
2.8 Messung der Richtcharakteristik des Trommelfelles	11
2.9 Messung der interauralen Dämpfung	11
2.10 Bestimmung der neuronalen Richtungsverarbeitung	12
3. Ergebnisse	13
3.1 Abgrenzung der Hörbahn	13
3.1.1 Die Beteiligung des Telencephalon	13
3.1.2 Nucleus isthmicus	14
3.2 Reaktionen im Mesencephalon bei akustischer Reizung <u>ohne</u> interaurale Zeitverzögerung	15
3.2.1 Allgemeine Reaktionsformen	15
3.2.1.1 Entladungsmuster	

	<u>Seite</u>
3.2.1.2 Spontanaktivitäten	16
3.2.2 Schwellenkurven	16
3.2.3 Antwortfeld	18
3.2.4 Intensitätsverarbeitung	20
3.2.5 Lateralitätsspezifische Reaktionen	21
3.2.5.1 Evoked Potentials	21
3.2.5.2 Einzelelemente	23
3.3. Reaktionen im Mesencephalon bei akustischer Reizung mit interauralen Zeitdifferenzen	24
3.3.1 Evoked Potentials	24
3.3.2 Einzelelemente	26
3.4 Experimente zur akustischen Orientierung	28
3.4.1 Richtdiagramm	28
3.4.2 Die interaurale Dämpfung	29
3.4.3 Die "neuronale" Richtungsempfindlichkeit	30
4. Mechanismen der akustischen Orientierung	31
4.1 Allgemeine Prinzipien	32
4.2 Physikalische Verhältnisse beim Grasfrosch	32
4.2.1 Die interaurale Zeitverzögerung für Luftschall	33
4.2.2 Die Wasseroberfläche als Übertragungsmedium	33
4.3 Andere Verfahren	36
5. Diskussion	38
6. Zusammenfassung	45
7. Anhang	A.1

1. Einführung

1.1 Bisheriger Kenntnisstand

Bei Amphibien ist im Gegensatz zu den höheren Wirbeltieren die Physiologie des Hörens vergleichsweise wenig untersucht worden. Erste Experimente zur Hörfähigkeit der Anuren wurden in Freilanduntersuchungen und in Verhaltensexperimenten gemacht. Durch umfangreiche Beobachtungen wurde nachgewiesen, daß die Hörfähigkeit im Verbund mit der Produktion artspezifischer Laute intraspezifische Kommunikation innerhalb von Populationen verschiedener Arten ermöglicht, die wichtige Funktionen, u. a. zur Isolierung sympatrischer Arten, erfüllen (Literatur bei Bogert, Blair, Capranica, Gerhardt, Littlejohn, Loftus-Hills, Johnson).

1.1.1 Phonotaktische Reaktion

Kröten und Frösche können über weite Entfernungen zu ihren angestammten Laichplätzen zurückkehren. Dabei findet die Orientierung am Himmelskompaß (Sonne bzw. Mond und Sterne) statt, wie Ferguson und Landreth (1966) und Landreth und Ferguson (1968) zeigen konnten. Andere Autoren hatten schon früher nachgewiesen, daß bei der Orientierung akustische Faktoren wirksam sind. Laut Landreth und Ferguson ist aber offensichtlich, daß diese wohl nur auf den Nahbereich beschränkt sind, denn in Laichstimmung befindliche Tiere lassen sich durch einen vorgespielten Laichchor von ihrer ursprünglichen Richtung ablenken (Ferguson und Landreth 1966). Nach den Untersuchungen von Martof und Thomson (1958), Blair (1958), Gerhard (1974) und Feng et al (1976) finden, zumindest im Nahbereich, phonotaktische Reaktionen statt, wenn über Lautsprecher entsprechende Paarungsrufe abgestrahlt werden. Voraussetzung für dieses Verhalten (laich- und paarungsbereiter Weibchen) ist eine exakte Richtungslokalisierung der Schallquelle. (Schmidt, R.S. 1969).

1.1.2 Verlauf der akustischen Bahnen

Bei den Amphibien weist der Verlauf der Hörbahn (Schema in Abb. 1) im Vergleich zu den Verhältnissen bei höheren Wirbeltieren noch erhebliche Abweichungen auf. Homologisierungen, wie sie von früheren Bearbeitern der morphologisch-anatomischen Verhältnisse versucht worden sind, haben sich als nicht ganz zutreffend erwiesen (ältere Literatur bei Ariens Kappers et al, 1967, neuere bei Opdam et al, 1976).

Alle auditorischen Neuronen, sowohl von der Papilla basilaris als auch von der Papilla amphibiorum, enden im Nucleus dorsalis akusticus in der Medulla. Ariens Kappers et al homologisieren diesen Kern mit dem Nucleus cochlearis der Mammalia. Nach Grofova und Corvaja (1972) bestehen jeweils zwei sich kreuzende commissurale Verbindungen zur Gegenseite. Sowohl vom homolateralen als auch vom contralateralen Kern wird die hier bei den Anuren während der Metamorphose im Zusammenhang mit der Lateralisumwandlung auftretende Oliva superior mit Fasern versorgt (Larsell 1934, 1967). Kreuzende und nicht kreuzende Sekundärfasern von Ncl. dorsalis und homo- und contralaterale Fasern von den Oliven bilden zusammen den Lemniscus lateralis, der noch keinen definierten Kern ausbildet, sondern diffus beim Faserverlauf verteilt liegende Somata aufweist (Larsell 1934). Dessen aufsteigende Neuronen enden den meisten Bearbeitern zufolge im Ncl. isthmicus und im Torus semicircularis (Corpus posticum) (Larsell 1934).

Der Torus läßt sich cytoarchitektonisch in 5 verschiedene Areale einteilen (Potter 1965), von denen drei nach Potter akustisch aktivierbare Elemente enthalten, der Ncl. laminaris, der Ncl. principalis und der Ncl. magnocellularis. Kemali und Braitenberg (1969) und Opdam et al (1976) geben die Lage dieser Kerne nicht an.

Hier convergieren nach Frishkopf et al (1968) die im Hörnerven und in der Medulla noch separiert geführten Fasern der beiden Papillen.

Vom Mesencephalon aufsteigende akustische Fasern sind bisher nicht mit Sicherheit identifiziert worden, jedoch empfängt das Telencephalon (Primordium hippocampi) nach Supin und Guselnikov (1964) über epithalamische Regionen akustische Informationen.

Über akustische Efferenzen ist bisher wenig bekannt. Nach Ross (1936), R. S. Schmidt (1962), Robins et al (1967) und Frishkopf und Flock (1967, 1974) ist die Papilla amphibiorum mit efferenten Fasern versorgt, über deren Herkunft nichts bekannt ist.

1.1.3 Physiologische Befunde

Die ersten elektrophysiologischen Untersuchungen wurden von Ross (1936), Wever und Bray (1936) und Adrian et al. (1938) gemacht.

Strother (1959) wies Mikrophonpotentiale im Innenohr des Ochsenfrosches nach und schloß daraus auf einen Hörbereich von 100 bis 3.000 Hz.

Frishkopf (1963) konnte zwei getrennte Fasersysteme im Hörnerven nachweisen und ordnete diese den beiden akustischen Endorganen, der Papilla basilaris und der Papilla amphibiorum zu. Diese Befunde werden von Sachs (1964), Frishkopf und Geisler (1966) und von Liff et al. (1968) bestätigt. Capranica und Moffat (1974) konnten zeigen, daß eine weitere Untergliederung in drei Nerven-
gruppen vorgenommen werden kann: Sie wiesen einen niederfrequenten, durch Zusatztöne hemmbaren Frequenzbereich und je einen mittel- und hochfrequenten, nicht hemmbaren Bereich nach. Mittel- und tieffrequente Anteile konnten der Papilla amphibiorum, der hochfrequente Anteil der Papilla basilaris zugeordnet werden.

Die Weiterverarbeitung in der Medulla untersuchten Radionova (1963) und Hotta (1968). In den medullären Stationen (Ncl. acusticus dorsalis und Oliva superior) ist die getrennte Zuordnung noch unverändert nachweisbar (Frishkopf und Capranica 1966, Feng et al. 1975).

Diese Separierung bleibt bis ins Mesencephalon teilweise erhalten, teilweise konvergieren hier die verschiedenen Frequenzbereiche. Potter (1965) fand im Mesencephalon des Ochsenfrosches (Torus semicircularis) Reaktionsmuster, die denen der Säuger im Colliculus inferior entsprechen und Kaulen et al. (1962) wiesen hier binaurale Verarbeitungsmoden nach. Diese Befunde wurden von Feng und Capranica (1974a, b) auch für den Ncl. dorsalis und für die Oliva superior erhoben.

Entsprechend den Befunden bei Fischen (Grözinger 1967, Grözinger und Schwartzkopf 1967) ist zu erwarten, daß die mesencephalen Zentren die letzte akustische Repräsentation darstellen, jedoch wiesen Supin und Guselnikov (1964) auf eine mögliche Repräsentation im Großhirn hin. Kürzlich ergänzten Mudry und Capranica (1976) die Befunde dahingehend, daß sie akustische Afferenzen im Thalamus nachweisen konnten; sie fanden allerdings bevorzugt Reaktionen auf komplexe Signale.

1.2 Problemstellung und Zielsetzung

Die phonotaktischen Reaktionen der Frösche machen deutlich, daß, zumindest im "Nahbereich" (nicht unbedingt gleichzusetzen mit "Nahfeld") eine Auswertung des am Froschkopf einfallenden Schalles in Hinsicht auf eine Richtungsdiskriminierung möglich ist. Die anatomischen Konstanten (geringer Ohrabstand, Fehlen von äußeres Schallfeld beeinflussenden Strukturen) lassen andererseits eine Richtungslokalisierung in dem vom arteigenen Schall überstrichenen, relativ niederfrequenten Bereich denkbar ungünstig erscheinen, wenn die Richtungsbestimmung nach den klassischen Kriterien durchgeführt werden soll (interaurale Phasen- und Zeitbeziehungen, Intensitätsdifferenzen). Ein derartiges Verfahren würde eine hohe Leistungsfähigkeit des neuronalen Verrechnungssystems voraussetzen; dafür fehlen bisher jedoch entsprechende Hinweise.

Nachdem Kaulen et al. (1962) die binaurale Verarbeitung von Intensitätsunterschieden im *Torus semicircularis* nachgewiesen haben, sind die Voraussetzungen für eine neuronale Auswertung zum Zweck der Richtungsbestimmung vorhanden. Ob andere akustische Parameter (Laufzeitdifferenzen, Phasenverhältnisse) zur Richtungsbestimmung mit herangezogen werden oder für sich allein ermöglichen, ist bislang ungeklärt.

Das Auftreten der *Oliva superior* (Larsell 1934, 1967) berechtigt zu der Annahme, daß Möglichkeiten zur Verrechnung binauraler Parameter schon in der *Medulla* gegeben sind.

In der vorliegenden Arbeit soll deshalb untersucht werden, in welchen neuronalen Strukturen im *Mesencephalon* und nach welchen Prinzipien akustische Parameter verarbeitet werden, die eine Richtungsbestimmung ermöglichen.

Neben der Untersuchung des Auflösungsvermögens von interauralen Zeitdifferenzen steht dabei eine physikalische Ermittlung der tatsächlich für die Auswertung am Ohr verfügbaren Schalleingangsparameter im Vordergrund.

Nach älteren anatomischen Arbeiten (Herrick) und nach physiologischen Befunden von Supin und Guselnikov (1964) sind im *Telencephalon* wahrscheinlich akustische Afferenzen repräsentiert. Ähnliche, bisher unklare Ergebnisse liegen bezüglich des *Nucleus isthmicus* vor. Zur Abrundung der Kenntnisse über die Hörbahn allgemein und die Verarbeitung binauraler Parameter soll hier untersucht werden, inwieweit eine akustische Repräsentation in diesen Hirnarealen gegeben ist.

2. Methodik

2.1 Versuchstiere

Für die Versuche wurden ausgewachsene Grasfrösche (*Rana temporaria*) beiderlei Geschlechts verwendet. Die Versuchstiere (V.T.) waren im Freiland in einem Betonbecken gehalten worden und wurden etwa 2 Wochen vor Versuch ins Laboratorium gebracht und dort bei etwa 20°C in einem Kunststoffbecken mit Frischwasserzufluß unter nahezu konstanten Bedingungen gehalten.

Direkt vor den Experimenten wurden die V.T. auf einwandfreien Gesundheitszustand untersucht (äußere Verletzungen, ertastbarer Nematodenbefall der Lunge, Schleimfüllungen im Mittelohr).

Bei nicht ausgelachten Weibchen traten Schwierigkeiten bei der Narkose auf (zu ausgedehnter Aufenthalt in der Narkoselösung bis zum Wirkungseintritt, Kreislaufversagen im Versuch); deshalb wurden sie nicht für elektrophysiologische Versuche eingesetzt.

2.2 Operation

Die V.T. wurden in einem Sitzbad mit 50 % wässriger Urethanlösung bis zum Aussetzen der spontanen Mundbodenzillationen narkotisiert. Zur Operation unter einem OP-Mikroskop (Zeiss) und zur Halterung während des Versuchs wurde ein speziell entwickelter Kopfhalter verwendet. Dieser besteht aus einer Grundplatte, auf der das V.T. elektrisch isoliert sitzt; auf dieser ist die eigentliche Kopfhalterung befestigt. Sie besteht aus einer Metallplatte, auf der je eine feste und eine bewegliche Kurvenscheibe so angeordnet sind, daß der feststehende Teil in die Mundhöhle eingeführt und mittels des beweglichen Gegenstücks der Oberkiefer des V.T. eingespannt werden kann. Durch sorgfältig an die Kiefer angepaßte Form wird eine Deformation des Schädels und damit eine Verspannung der Columella und des Operculums gegen Innenohr und Trommelfell ausgeschlossen.

Die Haut über der Parietal- und Occipitalregion wird entfernt und das über den Schädelknochen liegende Bindegewebe abpräpariert, so daß die Schädeldecke freiliegt. Der Knochen wird mit Dentalbohrern vorsichtig trepaniert und die Öffnung mittels Kapselstanze erweitert. Tectum opticum, Cerebellum und,

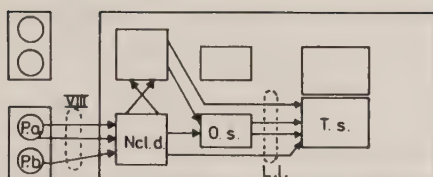


Abb. 1: Schematische Darstellung des Verlaufs der Hörbahn bei Fröschen (ohne Vestibularisanteile und Efferenzen).

Pa = Papilla amphibiorum; Pb = Papilla basilaris; VIII = Nervus octavus; Ncl. d. = Nucleus (akustikus) dorsalis; O. s. = Oliva superior; L. l. = Lemniscus lateralis; T. s. = Torus semicircularis.

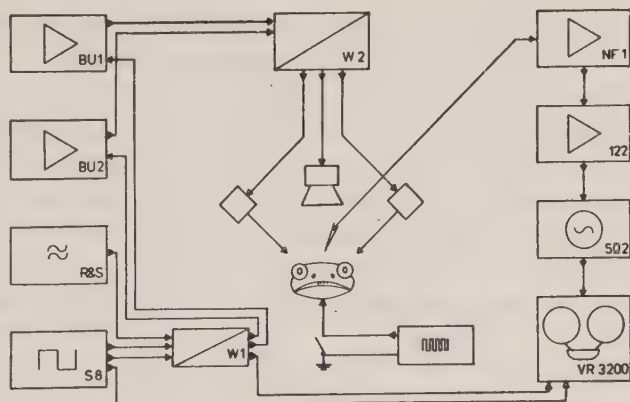


Abb. 2: Schematische Übersicht der Apparatur. Links Reizsignalerzeugung; S 8 = Taktgenerator; R & S = Sinusgenerator; Bu 1 und Bu 2 = Hüllkurvengenerator und Leistungsverstärker; W 1 und W 2 = Wahlmatrix.

Rechts Signalverarbeitung; NF 1 = Vorverstärker; 122 = Verstärker; 502 = Oszilloskop; VR 3200 = Magnetbandgerät. Weitere Angaben im Text.

soweit erforderlich Telencephalon, werden durch Abtragen des über dem Gehirn liegenden Gewebes freigelegt.

Nach der Operation wird das V.T. mit Halterung in einen schallisolierten, reflexionsarmen Faradaykäfig übertragen. Hier werden mittels Mikromanipulatoren Reizstyli (Vibratoren siehe 2.3) an die Trommelfelle herangeführt.

Nach vorsichtiger Entfernung der Hirnhäute über dem vorgesehenen Ableitgebiet wird die Elektrode mittels eines stereotaktischen Mikromanipulators justiert. Um blutdruckabhängige Oszillationen des Gehirns und eine Verschiebung der Tiefenkoordinaten zu verhindern, wird jetzt das freiliegende Gehirn mit Agar überschichtet (Potter 1965).

2.3 Akustische Reizgebung

Als akustische Reize wurden reine Sinustöne und Klicksignale verwendet. Zur Steuerung von Wiederholungsrate und Zeitabständen zwischen binauralen Reizen diente eine Grass S 8 als Taktgenerator, über eine Wahlmatrix 1 wurden zwei Hüllkurvengeneratoren angesteuert; die in dem Gerät (Burchardt akustischer Stimulator II) enthaltenen Leistungsverstärker mit geeichten Teilern arbeiteten über eine Wahlmatrix 2 entweder auf zwei Vibratoren (Reizstyli) oder einen Lautsprecher. Die Hüllkurvengeneratoren und Leistungsverstärker wurden entweder von einem Sinusgenerator (Rohde und Schwarz Typ SRM) bei Sinusreizung oder vom Taktgenerator S 8 direkt bei Klickreizung angesteuert. (Abb. 2).

Folgende Reizbedingungen sind möglich:

1. Klickreize

- a) monaural als contra- oder ipsilateraler Einzelreiz
- b) monaural als contra- oder ipsilateraler Doppelreiz bzw.
Reize mit variablem Abstand
- c) gleichzeitige binaurale Einzelreize bzw. Reize mit variablem Abstand,
wobei wahlweise contra- oder ipsilateral führt.

2. Kurze Sinusreize in den gleichen Kombinationen.

3. Sinusreize über einen Lautsprecher (ca. 50 cm oberhalb des V.T.) dienten als Testsignal, u.a. um Schwellenkurven zu ermitteln oder als Bezugsamplitude für Stylusreize (Angleichen der Antwort auf Stylusreize an mit Lautsprecherreizung erhaltene Werte).

Das Schallfeld unter dem Lautsprecher wurde mit Meßmikrophon und Meßverstärker (Brüel und Kjaer) im gesamten angewandten Frequenzbereich geeicht.

Als wichtigstes Reizgerät zur unabhängigen Aktivierung der beiderseitigen Gehörsorgane wurde ein Paar von Vibratoren (Styli) verwendet, deren grundsätzlichen Aufbau Abb. 3 zeigt.

Die Herstellung einer reproduzierbaren Verbindung zwischen Reizstylus und Trommelfell erfordert besondere Sorgfalt. Die auf je einer Kugelkopfhalterung montierten Styli wurden mittels Mikromanipulatoren vorsichtig an das Trommelfell herangefahren, bis ihre Spitze den erkennbaren Ansatzpunkt der Columella im rechten Winkel zur Trommelfellfläche berührte. Der Andruck wird so eingestellt, daß sich mit einem entsprechend gerichteten Strom von 5 mA unter dem OP-Mikroskop bei maximaler Vergrößerung gerade ein Abheben des Stylus vom Trommelfell feststellen läßt. Die Styli können durch einen Strom von etwa 25 mA nachträglich wieder abgehoben werden, um bei Tonreizen über den Lautsprecher eine Bedämpfung des Trommelfells zu vermeiden.

2.4 Kontrolle der Stylusbewegung

Um den zeitlichen Ablauf der Stylusbewegung unter Versuchsbedingungen ermitteln zu können, wurde ein Meßsystem entwickelt, das ein elektrisches Abbild der Bewegung liefert, ohne die physikalischen Parameter des Reizgebers zu ändern.

Auf einem Spulenkörper befinden sich zwei Wicklungen (Abb. 4): Eine Erregungswicklung SE, die von einem Rechteckgenerator (10 KHz) gespeist wird, und eine Meßspule S_M . Das in der Meßspule induzierte Signal wird gleichgerichtet und auf einem Oszilloskop angezeigt. In der Bohrung des Spulenkörpers ist der Stylus frei beweglich; er besteht je zur Hälfte aus Edelstahl und weich-

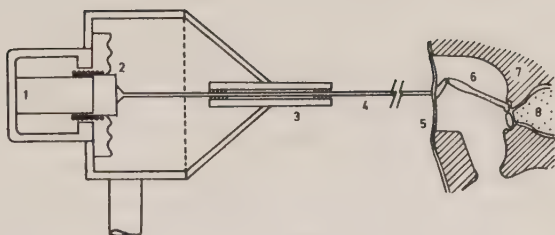


Abb. 3: Reizstylus. Schematische Übersicht über den Aufbau des Reizstylus und dessen Ankoppelung an das äußere Ohr.

Der auf einen Kugelkopf montierte Stylus wird senkrecht auf das Trommelfell aufgesetzt (Ansatz der Columella), genaue Prozedur im Text.

(1) Magnetsystem, (2) Zentrierung, (3) Stylusführung und Dämpfung, (4) Stylus, (5) Trommelfell, (6) Columella, (7) Knöcherne Ohrkapsel, (8) Innenohr. (Darstellung nicht maßstäblich).

magnetischem Material, der Übergang zwischen beiden Teilen ist auf Mittenlage in der Meßspule justiert. Die Stylusbewegung führt zu einer Änderung der magnetischen Kopplung und damit zu einer Spannungsänderung in der Meßspule.

Zur Messung seines Bewegungsablaufes wurde der Stylus am Trommelfell aufgesetzt (wie unter 2.3 beschrieben) und die Reizsignalspannung angelegt. Für 6 Eichteilerstellungen werden die Meßsignale von jeweils 32 Reizwiederholungen gemittelt und der auf den Reiz unmittelbar folgende Spitzenwert aus den Mittelungskurven bestimmt (Verlauf bei Teilerstellung 100 dB siehe Einschaltbild in der Abb. 5). Die Zuordnung zwischen mechanischer Auslenkung und Meßspannung wurde statisch ermittelt (Mikrometerschraube). Die Kennlinie ist bis etwa 110 dB linear, bei höheren Pegeln deutet sich eine Begrenzung der Auslenkung an - wohl infolge der nicht mehr linearen Belastung durch das Ohr.(Abb. 5).

Der Bewegungsablauf des Stylus entspricht bei Klickreizen nicht der angelegten Spannung; das Masse- und Federsystem des Reizgebers und des angekoppelten Ohres wird zu schnell abklingenden (66 % Dämpfung) Resonanzschwingungen von etwa 150 Hz angeregt. Der im Einschaltbild angegebene Bewegungsablauf ist typisch; nur bei sehr kleinen Reizstärken ist das System aperiodisch gedämpft.

2.5 Ableitkoordinaten

Durch eigene histologische Voruntersuchungen des Gehirns von *Rana temporaria*, Vergleiche mit dem Gehirnatlant (*Rana esculenta*) von Kemali und Braitenberg (1969) und nach Angaben von Potter (*Rana catesbeiana*) (1965) wurden die Koordinaten für Einstiche im Telecephalon, Mesencephalon und in den Ncl. isthmicus festgelegt.

Die flächige Ausdehnung der nach anderen Autoren (Ariens Kappers et al 1967, Campbell und Boord 1974, Larsell 1934, Potter 1965, Supin und Guselnikov 1962) akustisch aktivierbaren Bereiche wurden jeweils auf die Gehirnoberfläche projiziert. Als Bezugspunkt für die Oberflächenkoordinaten diente der Ansatz des Epiphysenstieles am Diencephalon, in anderen Fällen auch der von Kemali und Braitenberg benutzte Schnittpunkt der Mesencephalon- und Cerebellumkonturen.

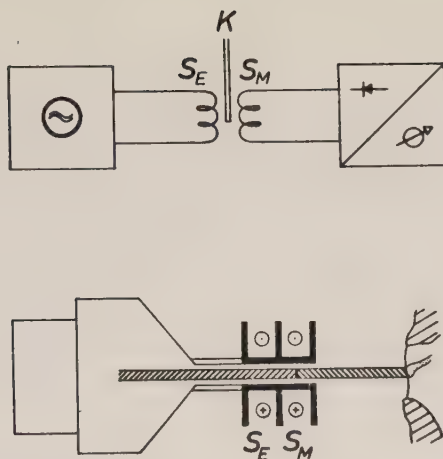


Abb. 4: Meßvorrichtung zur Messung der Stylusbewegung. Schema der Meßschaltung und des Aufbaus. Nähere Erklärung im Text.

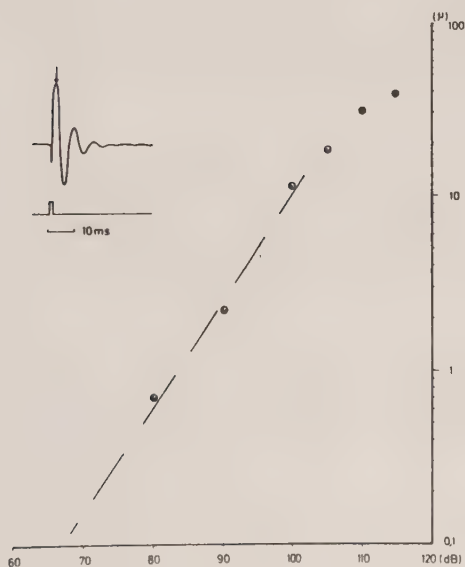


Abb. 5: Stylus: Bewegungsverlauf bei Klick-reizung. Abhängigkeit der Amplitude der Stylus-bewegung von der elektrischen Leistung. Beachte die Nichtlinearität ab 110 dB. Einschaltbild: Bewegungsverlauf bei 100 dB. Der Pfeil kenn-zeichnet den Meßpunkt (Amplitude).

Die lateralen und caudalen bzw. rostralen Ordinaten konnten am stereotaktischen Mikromanipulator auf 0,01 mm genau eingestellt werden. Die Bestimmung der Tiefenkoordinaten erfolgte über einen ölhdraulischen Vortrieb, der eine Positioniergenauigkeit von $2\mu\text{m}$ ermöglichte. Wesentliche Anhaltspunkte für die Elektrodenposition liefert auch das Elektrodensignal selbst. Da sich bei auftretendem Liquorverlust die Tiefenposition erheblich verschieben kann, wurde die abrupte Änderung des Hintergrundrauschens nach Passieren der Ventrikel und dem Auftreffen auf die unterhalb des Ventrikels gelegene Oberfläche (z.B. des Torus semicircularis im Mesencephalon) zur Tiefenbestimmung berücksichtigt.

2.6 Ableitung und Registrierung

Zur Ableitung von Einzelentladungen oder Evoked Potentials im Mesencephalon wurden mit 3 mol. KCl. gefüllte Mikrokapillaren mit Widerständen von $10 - 20\text{ M}\Omega$ (Spitzenöffnung etwa $0,2 - 0,5\mu\text{m}$) verwendet. Beim Durchstechen des Tectum opticum können durch Belichtung der Augen neuronale Aktivitäten hervorgerufen werden, die zur Kontrolle der Funktionsfähigkeit der Elektroden dienen (Potter 1965). Mögliche Schädigungen der Mikroelektroden beim Aufsetzen und insbesondere abträgliche Folgen der Agarbeschichtung konnten dadurch erkannt und ausgeschlossen werden.

Die durch die Agarbeschichtung vergrößerten und mit der Einstichtiefe zunehmenden kapazitiven Nebenschlüsse wurden am Eingangsverstärker neutralisiert. Dazu wurde ein Rechteckgenerator mit extrem kleinem Ausgangswiderstand ($R_a < 1\Omega$) zwischen Zentralerdung und V. T. geschaltet; der Abgleich erfolgte auf optimale Rechteckwiedergabe.

Für Einstiche im Großhirn und im Ncl. isthmicus wurden metallgefüllte Glas-elektroden nach Gesteland et al (1959) mit Widerständen zwischen 5 und $10\text{ M}\Omega$ (nach der Pt-Behandlung gemessen) und Spitzenöffnungen von etwa $5\mu\text{m}$ verwendet (vor dem Platinieren gemessen).

Die neuronalen Aktivitäten wurden mit einem hochohmigen Verstärker (Bio-electric NF 1, $R_i > 10^{12} \Omega$) vorverstärkt und über einen Zwischenverstärker (Tektronix 122, untere Frequenzgrenze 0,2 Hz) auf einem Oszilloskop (Tektronix 502 A) dargestellt. Gleichzeitig wurden die Signale auf einem FM-Bandgerät (Bell und Howell VR 3200) aufgenommen (Abb. 2) (4 Kanäle für: Voreitender Synchronisierungsimpuls, ipsilaterales bzw. contralaterales Reizsignal, Antwortpotential; jeweils mindestens 35 Durchläufe pro Reizsituation).

2.7 Datenverarbeitung

Zur Auswertung von Einzelimpulsfolgen wurde ein Hochpassfilter (untere Grenzfrequenz 200 Hz) zwischengeschaltet und per Rechner (PDP 12)^{x)} ein Peri-Stimulus-Time-Histogramm (im folgenden PST-Histogramm) über 28 Durchläufe nach einem Programm von Leppelsack (1974) erstellt.

Im PST-Histogramm wurden entweder die Ereignisse über eine Durchlaufzeit von insgesamt 1638, 4 ms in 128 Klassen zu je 12,8 ms erfaßt oder über 819,2 ms mit Klassenbreite 6,4 ms.

Zur Darstellung der Evoked Potentials wurde der Laborrechner über ein Tiefpaßfilter (Grenzfrequenz je nach Störungen zwischen 40 und 100 Hz) angesteuert und nach reizbezogener Mitteilung über 32 Durchläufe das Ergebnis auf einem Incrementalplotter (Houston Complot DP 1/1) aufgezeichnet. In Abb. 6 ist die Entstehung eines gemittelten Evoked Potentials dargestellt.

Von einer exemplarischen Auswahl wurde zur Kontrolle ihrer Variabilität nicht nur der zeitliche Verlauf ihres Mittelwertes, sondern zusätzlich der Verlauf seiner Streuung (errechnet als $\frac{\text{Streuung der Einzelwerte}}{\sqrt{\text{Anzahl der Einzelwerte}}}$) und in Form eines Streuungsbandes (Toleranzband) um den Mittelwert dargestellt.

x) Leihgabe der DFG an Herrn Prof. Dr.J. Schwartzkopff

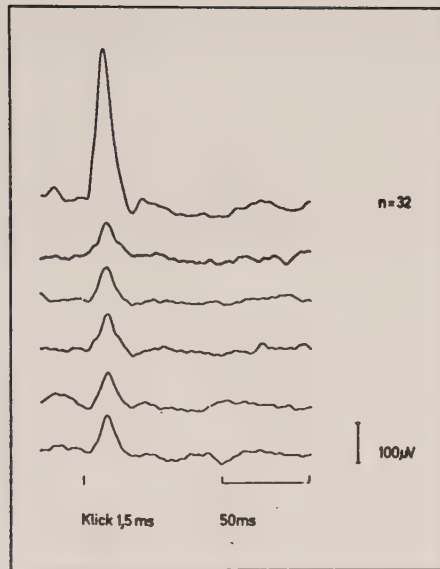


Abb. 6: Entstehung eines Evoked Potential. Im unteren Bildteil sind 5 aufeinanderfolgende Einzeldurchläufe (Reaktion auf Klickreiz) dargestellt; darüber das Mittelungsergebnis über $n = 32$ Durchläufe.

2.8 Messung der Richtcharakteristik des Trommelfelles

In Anlehnung an Payne (1971) wurde eine Meßmethode entwickelt, um die Richtcharakteristik des Trommelfelles zu bestimmen; allerdings wurde hier die Messung auf die horizontalen Koordinaten beschränkt. Anstelle eines Trommelfelles wurde ein Kondensatormeißmikrophon in den Froschkopf eingebaut. Frisch getötete Frösche mit einer Basisbreite (Abstand der Trommelfellmittelpunkte) von 22 mm wurden auf einer drehbaren Halterung befestigt. Ein Trommelfell wurde entfernt, die Paukenhöhle aufgebohrt und durch den Mundboden ein Sondenmikrophon so eingeführt, daß die Membran exakt an der Stelle des Trommelfelles lag. Der Durchmesser der Mikrophonmembran entsprach dem des Trommelfells (4 mm).

Besonders beachtet wurde die winkeltgerechte Lage des so entstandenen künstlichen Trommelfells und die relative Position in der Drehachse der Halterung, um Änderungen in der Entfernung zum Lautsprecher durch Drehung um unterschiedliche Winkel zu vermeiden. In 3 m Entfernung vom V.T. wurde auf gleicher Höhe mit dem V.T. ein Lautsprecher so aufgestellt, daß seine Abstrahlungsachse mit der Drehachse des V.T. zusammenfiel. In Winkelschritten von jeweils 30° wurden bei verschiedenen Frequenzen die Richtwerte bestimmt. Dazu wurden die Abweichung der Schalldruckanzeige von dem Wert bei $\theta = 0^{\circ}$ entsprechend frontalem Schalleinfall bestimmt. Die Messung erfolgt im "schalltoten Raum".

Theoretische Grundlage dieser Messung ist, daß sich das Trommelfell und seine Richtcharakteristik der Membran des Meßmikrophons vergleichbar verhält, d.h. als reiner Schalldruckempfänger arbeitet (Kondensatormikrophon).

2.9 Messung der interauralen Dämpfung

Um den Einfluß der Übersprechdämpfung zwischen beiden Ohren auf das Richtungshören abschätzen zu können, wurde an ausgewachsenen Grasfröschen die interaurale Dämpfung physikalisch ermittelt. Die getöteten V.T. wurden in die Froschhalterung (wie zum Ableiten) eingespannt. Beide Trommelfelle

wurden unter Belassung der Columellae vorsichtig entfernt. An eine Paukenhöhle wurde ein mit einem Ankoppelungsrohr versehener Kopfhörer (Beyer DT 48) angesetzt und mit Vaseline sorgfältig abgedichtet. Ein mit Rohr versehenes Meßmikrophon wurde entsprechend am Ort des anderen Trommelfells angekoppelt und die Schallübertragung durch Mittelohr und Rachenraum bei Frequenzen von 60 Hz bis 10 KHz gemessen. Nach den Messungen an den V.T. wurde das Rohrsystem zwischen Mikrophon und Kopfhörer um den Betrag der Basisbreite (22 mm) verlängert und eine Eichkurve zum O-Wertbezug aufgenommen. Die Differenz zwischen den beiden Messungen ergibt den Dämpfungswert für den Raum zwischen beiden Trommelfellen (Mundhöhle, Tuba eustachii und Paukenhöhle) und somit ein Maß für die Übertragung von Luftschall.

2.10 Bestimmung der neuronalen Richtungsverarbeitung

Um die Auswirkung neuronaler Verarbeitungsprinzipien auf die an den Ohren gegebenen physikalischen Parameterkombinationen zu ermitteln, wurde zentral im Torus semicircularis mit lackisolierten Stahlelektroden (Spitzenöffnung 100 - 150 μ m) die akustische Aktivität in Abhängigkeit vom Einfallswinkel des Schalles für verschiedene Frequenzen bestimmt (Operation siehe 2.2). Die Elektroden wurden mit dem stereotaktischen Mikromanipulator in eine zentrale Position im Torus für maximale Antwortstärke bei seitlichem Schalleinfall ($\Theta = 90^\circ = 100\%$) justiert, mit Zahnzement am Schädelknochen festgelegt und aus der Halterung am Mikromanipulator gelöst. Die Verbindung zwischen Elektrode und Vorverstärker wurde mit beweglichem, dünnem Draht (0,05 mm $\varnothing$, gut lackisoliert) hergestellt.

Gemessen wurde bei Frequenzen von 250, 500 und 1000 Hz. Es wurden jeweils 32 Durchläufe gemittelt (siehe 2.7).

3. Ergebnisse

3.1 Abgrenzung der Hörbahn

3.1.1 Die Beteiligung des Telencephalons

Bei den Amphibien beginnt eine starke Weiterentwicklung der medialen und dorsalen Teile des Telencephalon - des Primordium hippocampi und des Septums (Herrick 1910, 1921, 1931, 1933a, 1933b, 1934a, 1934b). Aus dem Primordium entwickelt sich bei den Reptilien die Fascia dentata und die hippocampale Rinde. Diese Großhirnareale stehen mit niederen Hirnregionen über aufsteigende Faserzüge in Verbindung (Pritz 1974) und verlieren die ursprünglich dominierende Bedeutung für das olfaktorische System. Nach den Befunden von Supin und Guselnikov (1964) sind im Vorderhirn des Grasfrosches optische, somatosensorische und wahrscheinlich auch akustische Afferenzen repräsentiert.

Nachdem Weisbach und Schwartzkopff (1967) akustisch aktivierbare Neuronen im caudalen Teil der Basalganglien im Großhirn von Caiman beschrieben haben, stellte sich erneut die Frage nach einer akustischen Repräsentation im Großhirn von Fröschen.

Über einen medial und einen lateral verlaufenden Faserzug bestehen bei *Rana* anatomische Verbindungen zwischen Thalamus und dem Primordium hippocampi bzw. Primordium palli dorsalis (Median bzw. Lateral Forebrain Bundle). Die Fasern kreuzen in der Decussatio des Median and Lateral Forebrain Bundle auf die Gegenseite, zu einem Teil auch über die Commissura anterior und/oder über den Ncl. commissuralis hippocampi. Eine Verbindung mit niederen akustischen Verarbeitungszentren ist über Teile des Lemniscus lateralis möglich, die über das basale Mesencephalon bis in die pars dorsalis des Thalamus ziehen (anatomische Literatur ausführlich bei Ariens Kappers et al (1967) und Kemali und Brautenberg (1969), Opdam et al (1976).

Nachdem in eigenen umfangreichen Voruntersuchungen in dem von Supin und Guselnikov (1964) angegebenen Gebiet (Primordium hippocampi) keine akustischen Antworten abgeleitet werden konnten, wurde unter Berücksichtigung des Verlaufs der anatomischen Lage der Bahnen neben dem Telencephalon vor allem der Übergang vom Diencephalon zum Großhirn untersucht.

Dazu wurde ein Raster von 0,1 mm Weite angelegt und systematisch an 70 Versuchstieren untersucht (siehe 2.5). Die Elektrode wurde jeweils bis an die basale Begrenzung des Gehirns vorgeschoben (Tiefe max. 3 mm). Insgesamt wurden über 700 Elektrodenpositionen auf diese Art überprüft (Abb. 7). Akustische Aktivierung konnte in keinem Fall nachgewiesen werden, obwohl die Elektroden eindeutig ableiten konnten, wie an vereinzelt auftretenden spontanen Entladungen zu ersehen war. Auch mit dem unter 2.7 beschriebenen Mittelungsverfahren konnten keine akustischen Aktivitäten nachgewiesen werden. In wenigen Fällen wurden nichtreizsynchrone, langsame Potentiale beobachtet. Diese traten aber nur in Elektrodenpositionen innerhalb des Ventrikelraumes auf, wie sich aus dem typisch veränderten Hintergrundgeräusch und den topographischen Koordinaten eindeutig ergab. Deshalb wird angenommen, daß es sich um tonische Ausbreitung von Potentialen aus anderen aktiven Regionen über das Ventrikelsystem handelte. Die von Supin und Guselnikov angegebenen Koordinaten lassen vermuten, daß sie ebenfalls Signale aus dem Ventrikelsystem erhalten haben, insbesondere, da die von ihnen abgeleiteten optisch evozierten Potentiale weitaus deutlichere Reizsynchronität erkennen lassen.

Die negativen Ergebnisse der eigenen Untersuchungen im Telencephalon lassen den Schluß zu, daß bei *Rana temporaria* akustische Parameter im Großhirn nicht verarbeitet werden.

3.1.2 Nucleus isthmicus

Die Beteiligung des Ncl. isthmicus an der Verarbeitung akustischer Informationen ist bei den Amphibien bisher nicht hinreichend geklärt. Ältere anatomische Arbeiten beziehen dieses Gebiet zwar in die Hörbahn ein (Larsell 1923, 1924, 1934) diese Zuordnung muß jedoch nach neueren vergleichend anatomischen und physiologischen Befunden in Frage gestellt werden:

- Nach den Untersuchungen von Karten (1967) und Boord (1968) an Tauben sind akustische Afferenzen im Ncl. isthmicus nicht repräsentiert, seine Funktion ist unbekannt. Daraus kann abgeleitet werden, daß auch bei Amphibien eine Beteiligung am afferent-akustischen Verarbeitungsprozeß nicht gegeben ist.

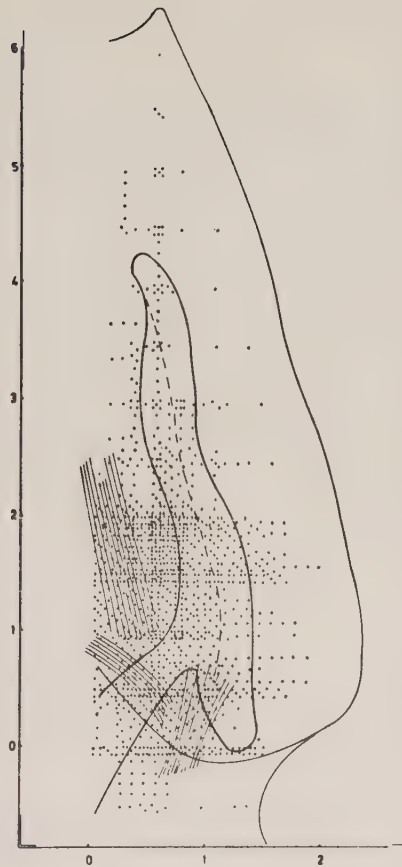


Abb. 7: Projektion der Elektrodenpositionen auf die topographischen Strukturen im Großhirn. Dargestellt ist der erste Ventrikel und Faserzüge, die die wesentlichen Verbindungen zu den niederen Hirnteilen herstellen (von oben nach unten): Median Forebrain Bundle, Decussatio des Median Forebrain Bundle, Lateral Forebrain Bundle. Die Elektrodenpositionen sind durch Punkte dargestellt. Koordinatenangaben auf dem Achsenkreuz in Millimeter.

E 82

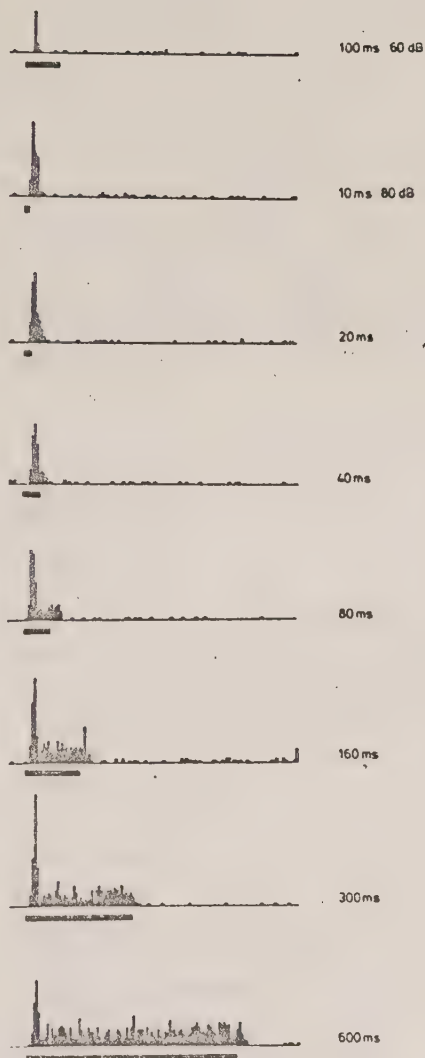


Abb. 8: Einzelement mit phasischem bzw. phasisch-tonischem Antwortverhalten. In Schwellennähe (300 Hz, 60 dB SPL) werden Sinusreize rein phasisch beantwortet, bei erhöhter Reizintensität (80 dB SPL) tritt zusätzlich eine tonische Antwortkomponente auf, die ohne Adaptation bis 600 ms reizdauerproportional reagiert.

- Nach den elektrophysiologischen Untersuchungen von Potter (1965) ist im Ncl. isthmicus keine akustisch evozierte Reaktion nachweisbar. Allerdings sind mögliche binaurale Aspekte der akustischen Verarbeitung bei der Untersuchung nicht berücksichtigt worden. Die denkbare Verarbeitung von binauralen Parametern sollte in eigenen Untersuchungen geklärt werden.

Dazu wurde der Ncl. isthmicus mit monauralen und binauralen Reizen an 7 V.T. untersucht. Abweichend von der oben angegebenen Stylusreizung wurde hier noch mit Kristallhörern gearbeitet, die mittels Schläuchen (6 mm Durchmesser) an die Ohren angekoppelt wurden. Auch hier konnte mit und ohne Zeitverzögerung gereizt werden. Akustisch aktivierbare Elemente konnten im Ncl. isthmicus nicht nachgewiesen werden. Damit sind die Ergebnisse von Potter bestätigt und zusätzlich eine Beteiligung an speziellen binauralen Verarbeitungsprozessen ausgeschlossen worden.

3.2 Reaktionen im Mesencephalon bei akustischer Reizung ohne interaurale Zeitverzögerung

3.2.1 Allgemeine Reaktionsformen

3.2.1.1 Entladungsmuster

Unabhängig von den unten im einzelnen abgehandelten Ergebnissen bei spezifischen Reizbedingungen zeigen die akustisch aktivierbaren Einzelelemente im Torus semicircularis des Frosches im Vergleich zu den Beobachtungen bei höheren Vertebraten weniger differenzierte Entladungsmuster.

1. Rein tonische Antworten treten nicht auf.
2. Alle untersuchten Elemente beantworten den Einsatz eines länger anhaltenden Reizes mit einer phasischen On-Reaktion; nur ausnahmsweise wurden dazu auch Off-Effekte beobachtet.
3. Kombinationen einer On-Reaktion mit einer tonischen Komponente sind häufiger zu beobachten. Abb. 8 zeigt die Auswertung eines Elementes, welches bei Reizung in Schwellennähe (60 dB, Schwelle bei etwa 50 dB) mit einer reinen On-Reaktion antwortet. Bei höherer Reizstärke schließt sich in diesem Fall an die phasische Komponente eine längere tonische Reaktion an, die bis zu 600 ms lang ohne Adaptation anhält.

Andere Elemente zeigen Adaptationserscheinungen im tonischen Antwortteil (Abb. 9), der in Spontanaktivität übergehen kann.

Prinzipiell gleiches Verhalten zeigen auch die abgeleiteten Evoked Potentials. Tonische Antwortkomponenten wurden hier nur in 2 Fällen beobachtet.

In der Regel treten abklingende Wellen auf, deren Verlaufsform von den Reizbedingungen und vom Ableitort abhängt (vergl. Abb. 10).

3.2.1.2 Spontanaktivitäten

Im Mesencephalon des unter Urethannarkose gehaltenen Frosches ließen nur etwa 5 % aller beobachteten akustisch aktivierbaren Neuronen Spontanaktivitäten erkennen (in einigen der nachfolgenden Histogramme sichtbar (Abb. 19, 26, 27)). Die eigenen Ergebnisse stimmen insofern gut mit denen von Potter (1965) überein.

Auch in den vorhergehenden Stationen scheint die spontane Aktivität nicht häufig aufzutreten. Frishkopf und Goldstein (1963) und Sachs (1964) finden im Hörnerven nur bei hochfrequenten, sogenannten einfachen, nicht hemmbaren Fasern spontane Entladungen.

Narkoseeffekte sind sowohl bei den genannten Autoren als auch hier nicht besonders berücksichtigt worden.

Neuerdings haben Feng et al. (1975) und Capranica und Moffat (1975) darauf hingewiesen, daß durch Narkotika (Barbiturate und Urethan) die Spontanaktivität unterdrückt und die akustische Sensibilität sehr stark beeinträchtigt wird.

3.2.2 Schwellenkurven

Im allgemeinen wurden zu Beginn der Untersuchung eines akustisch aktiven Gebietes im T.s. die Frequenzempfindlichkeit in Form einer Schwellenkurve ermittelt; dazu wurde über einen Lautsprecher ein Sinusreiz gegeben, der beide Ohren gleich stark erregte.

Für 17 Einzelableitungen konnten vollständige Schwellenkurven aufgenommen werden. Es lassen sich nach der Form deutlich gegeneinander abgrenzen:

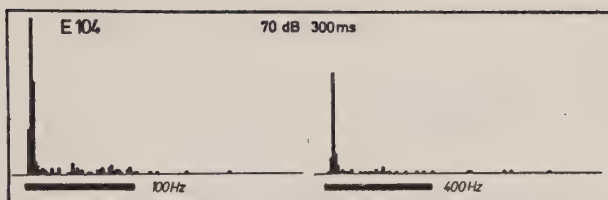


Abb. 9: Phasisch-tonisch entladendes Element mit geringer Entladungsrate im reizdauerproportionalen Antwortteil. Diese kann fast übergangslos in die Spontanaktivität übergehen.

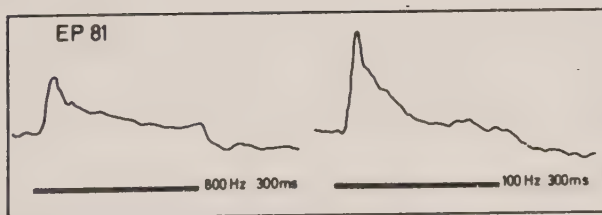


Abb. 10: Evoked Potential mit reizdauerproportionaler Antwortkomponente. Phasischer und tonischer Teil der Antwort können sich bei Reizen unterschiedlicher Frequenz verschieden verhalten.

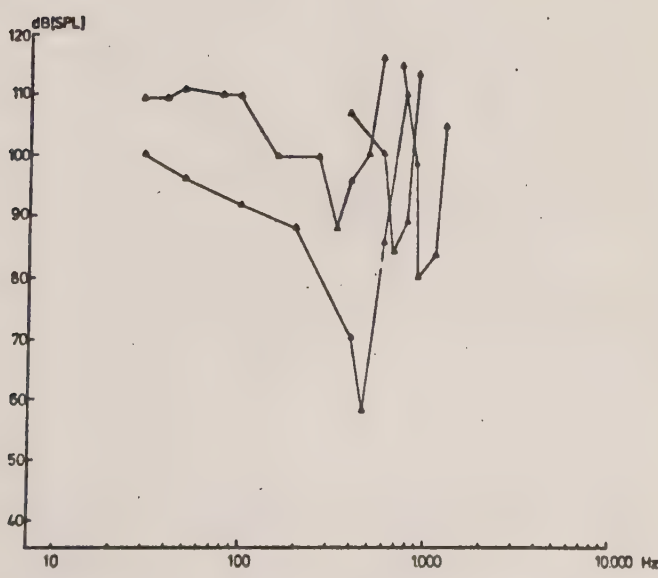
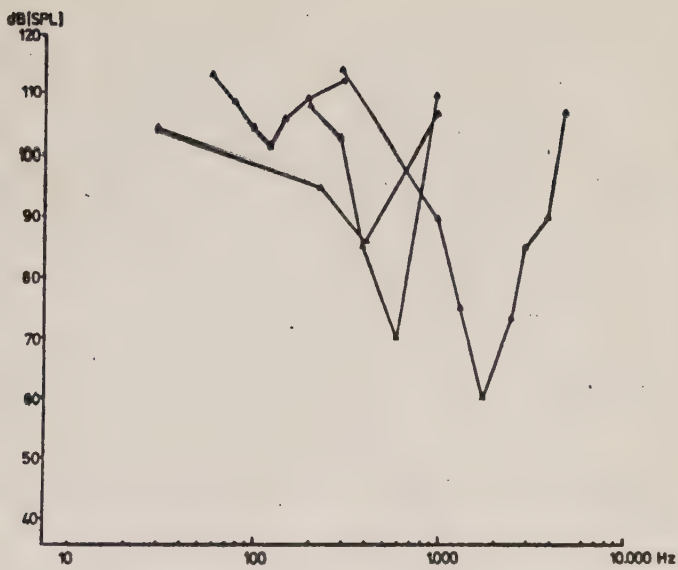
- V-förmige Antwortkurven, die im Bereich der Bestfrequenz eine geringe Ansprechbreite aufweisen (Abb. 11a, b).
- W-förmige Antwortkurven, die deutlich aus zwei V-förmigen Kurven zusammengesetzt erscheinen und die sich durch zwei deutlich voneinander abgesetzte Bestfrequenzen auszeichnen (Abb. 12a, b). Auch hier ist, bei beiden Schenkeln, eine geringe Ansprechbreite vorhanden.
- U-förmige Antwortkurven. Sie erscheinen im Gegensatz zu den beiden oben genannten Typen generell breitbandiger. Die Bestfrequenzen sind vom übrigen Verlauf weniger markant abgesetzt (Abb. 13).

Um die Frequenzselektivität der drei Gruppen einfach charakterisieren zu können, wurden nach der Methode von Kiang (1965) die Q-Werte errechnet. Für die Schwellenkurven mit V-förmigem Verlauf ergeben sich Werte von $Q = 0,6$ bis 6 . Für die W-förmigen Kurven wurde der Wert für beide Schenkel einzeln bestimmt mit $Q = 0,7$ bis 6 . Die Mittelwerte unterscheiden sich nur wenig und betragen für die V-Form $2,4$ bzw. für die W-Form $1,78$. Für die U-förmigen Kurven ergibt sich hingegen mit $Q = 0,04$ bis $0,4$ (Mittel aus 3 Kurven: $0,2$) ein deutlich abweichender Wert.

Vergleichbare Werte liegen mit Ableitungen von Hörnerven bei Fröschen vor. Liff (1969) fand bei Einzelfaserableitungen Q-Werte von $Q = 1$ bis 3 und Capranica und Moffat (1974) geben $Q = 1$ bis 4 an.

Die Q-Werte der Schwellenkurven vom Typ V bzw. W stimmen gut mit denjenigen von höheren Vertebraten überein. Für die Taube haben Sachs et al. (1974), für die Katze Kiang (1965) im niederfrequenten Bereich ($Q = 1$ bis 6) ermittelt.

Als äußere Begrenzung aller gemessenen Schwellenkurven wurde die neuronale Hörfläche konstruiert und in Abb. 14 zusammen mit den Schwellenkurven dargestellt; sie entspricht recht gut den von Levenko (1969), Vasiliev (1969) und Schneider (1973) angegebenen Werten für das Rufspektrum. Zum Vergleich sind die Schwerpunkte des Rufspektrums in Abb. 14 mit dargestellt worden.



11. a b; V-förmige Schwellenkurven aus dem Mesencephalon des Frosches. Die hier repräsentierte Form ist als einfache relaisartige Weiterschaltung vom Hörnerven bis ins Mittelhirn aufzufassen.

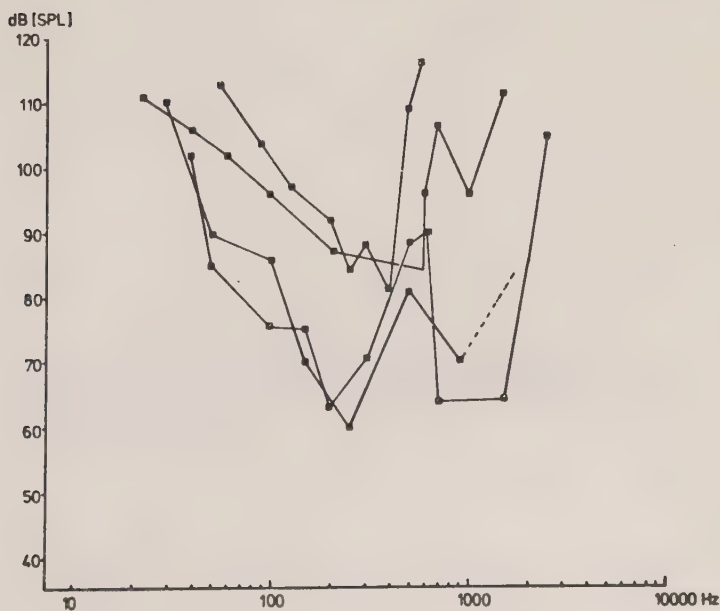
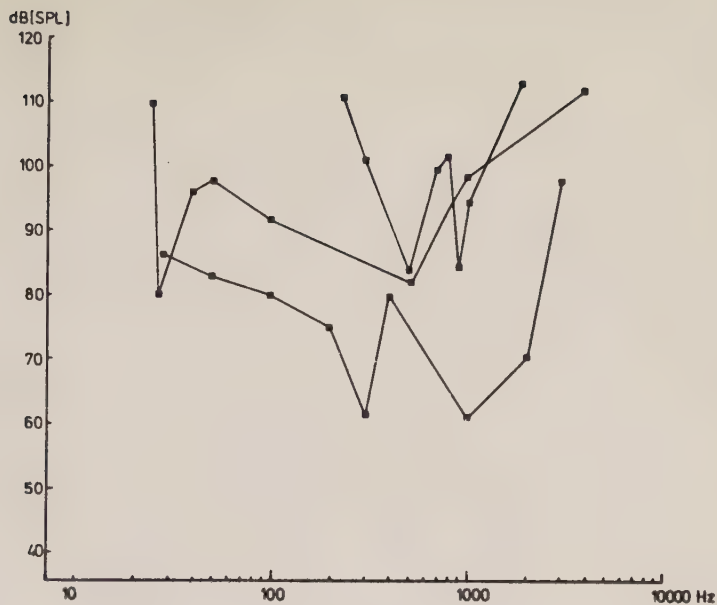


Abb. 12. a b: W-förmige Schwellenkurven aus dem Mesencephalon des Frosches. Durch Convergenz von zwei Grundtypen aus dem Hörnerven (complex-niederfrequente, mittel- und hochfrequente) im Mesencephalon erklärable Schwellenkurven.

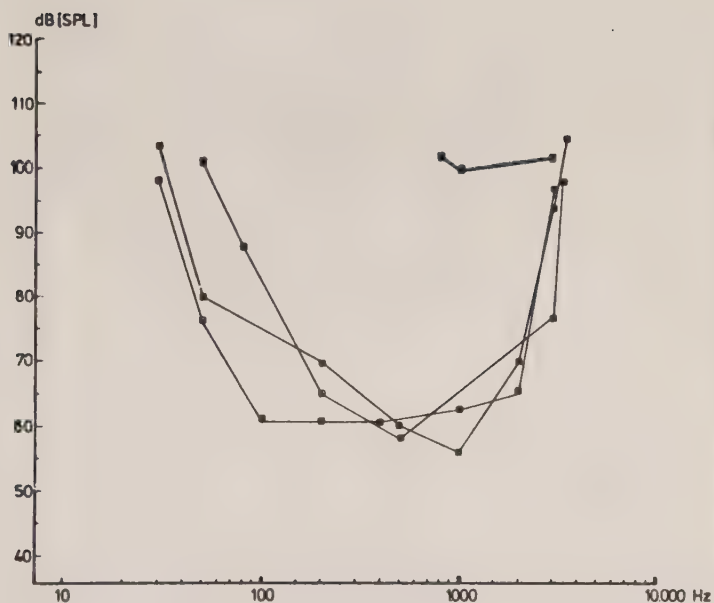


Abb. 13: U-förmige Schwellenkurven aus dem Mesencephalon des Frosches. Breitbandige Neuronen, die durch Convergenz der drei verschiedenen, im Hörnerven nachgewiesenen Elemente oder durch integrative Verrechnungsprozesse im Mesencephalon erklärt werden können.

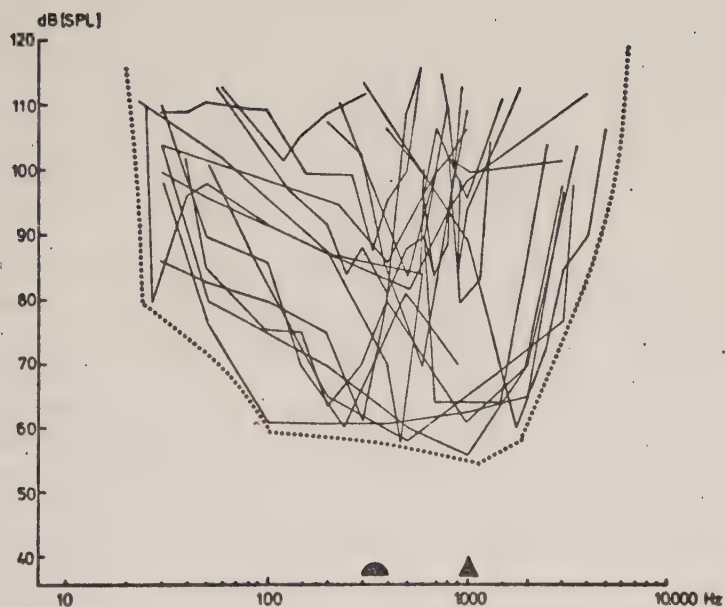


Abb. 14: Zusammenstellung der im Mesencephalon abgeleiteten Schwellenkurven zur "Neuronalen Hörfläche". (Begrenzung ●●●)
 Die Schwerpunkte der im Rufspektrum enthaltenen Frequenzen sind angedeutet, um die Übereinstimmung des neuronalen Verarbeitungsbereichs mit den wichtigsten Ruf Frequenzen zu demonstrieren.

Nachdem Schwellenkurven des Typs V bereits von Frishkopf und Goldstein (1963) für den Hörnerven (*Rana catesbeiana*) beschrieben worden sind, nicht jedoch der Typ W, liegt es nahe, diesen Kurvenverlauf als Ausdruck der Zusammenschaltung (Convergenz) im Bereich des Mesencephalon zu interpretieren, wie dies auch schon Frishkopf et al (1968) vorschlagen. Dabei wäre der niederfrequente Schenkel der Pap.amph., der hochfrequente der Pap. basilaris zuzuordnen (Frishkopf 1963, Frishkopf und Goldstein 1963, Sachs 1964, R.S. Schmidt 1964, Frishkopf und Geisler 1966, Frishkopf et al 1968, Liff 1969, Wever 1973, Capranica und Moffat 1975, Feng et al 1975).

Die Schwellenkurven des Typs U lassen sich hingegen nicht eindeutig auf den einen oder anderen Teil der Hörnervenfaser allein beziehen. Hier stellt sich deshalb die Frage nach der gesonderten Aufschaltung - zusätzlich zu den vorher genannten - einer dritten Fasergruppe, die zwar auch von der Papilla amphibiorum versorgt wird, jedoch einen mittleren Frequenzbereich repräsentiert (Moffat und Capranica 1974, Capranica und Moffat 1974 und Feng et al 1975). Alle drei Fasertypen sind nach der Darstellung von Feng dem Typ V zuzuordnen. Eine Verschaltung aller Typen auf ein gemeinsames mesencephales Neuron würde U-ähnliche Schwellenkurven ergeben. Bei allen betrachteten Schwellenkurven, außer den V-förmigen, geht offenbar die in den niederen Verarbeitungszentren gewährte Frequenzselektivität verloren; welche akustischen Parameter hier an Stelle der Frequenz bewertet werden, bleibt unklar.

3.2.3 Antwortfeld

Weil Schwierigkeiten bestanden, die einzelnen Ableitpunkte ausreichend lange zu halten, wurden die Messungen auf die Hüllkurve, d.h. den eigentlichen Verlauf der Schwelle, beschränkt. Lediglich bei der Ableitung von Evoked Potentials wurden in 6 besonders sicheren Ableitpositionen (gute zeitliche Konstanz und Haltbarkeit der Ableitung) auch die jeweils über der Schwelle liegenden Intensitätsbereiche ausgemessen und die Schwellenkurve zu einem "Antwortfeld" ergänzt.

Die einzelnen akustischen Elemente und im Prinzip auch die topographisch trennbaren Bereiche mit unterschiedlich reagierenden Evoked Potentials werden durch Schwellenkurven nur unvollständig charakterisiert. Für eine vollständige Beschreibung mußte für jeden Meßpunkt im Antwortfeld die Reaktionsstärke, die Latenzzeit und das Entladungsmuster angegeben werden. Darauf mußte hier aus zwei Gründen verzichtet werden:

Einmal sind die diesbezüglichen Reaktionen von Potter (1965) an Einzelneuronen für den Ochsenfrosch hinreichend beschrieben worden und für Vergleiche reichen bereits wenige Schwellenkurven aus, zum anderen stand hier die laterale und interaurale Verarbeitung im Vordergrund der Untersuchungen.

Um jedoch die Vergleichbarkeit zu belegen, wurden auch bei Evoked Potentials einige (6) vollständig untersucht. Ein ausführlich untersuchtes Beispiel ist in Abb.15 dargestellt. Als Reaktionsstärke wurde die von der Potentialkurve eingeschlossene Fläche gewählt.

Das Intensitäts-Frequenzfeld - im folgenden "Antwortfeld" genannt - zeigt in der Nähe der äußeren Begrenzung die schwächsten Antworten, die sich zu einem Maximum verstärken, das etwa 30 dB über der Schwelle liegt (bei etwa 1100 Hz).

Weitere Intensitätssteigerungen in diesem ausgezeichneten Frequenzbereich führen zu einer Reduzierung der Reaktion, in anderen Fällen wird mindestens Sättigung erreicht.

Allen verarbeiteten Frequenzbereichen ist gemeinsam, daß "dynamische" Kennlinien nur bis etwa 30 - 50 dB über die Schwelle ausgebildet werden. Die Dynamik der Intensitätsverarbeitung ist allgemein nur gering und nicht so umfangreich wie sie bei höheren Vertebraten beschrieben wurde. Literatur bei Schwartzkopff (1967) und Grinnell (1969).

Der Reaktionsstärke vergleichbar verläuft die Verkürzung der Reaktionszeiten mit steigender Intensität (Abb.16). Die größten Werte finden sich schwellen-nah, entsprechend den schwächsten Reaktionen. Im übrigen nimmt die Latenz bei jeder Frequenz mit steigender Intensität ab, ohne daß aus der Verteilung im Antwortfeld eine strenge, inverse Proportionalität erkennbar ist.

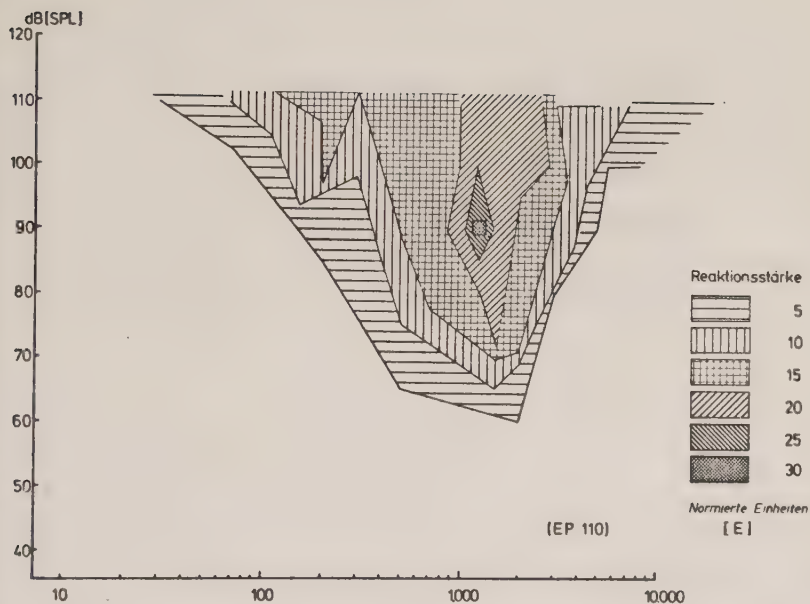


Abb. 15; Darstellung eines Antwortfeldes als Funktion der variablen Frequenz und Intensität (aus Darstellungsgründen Einteilung in 6 Reaktionsabstufungen, Maß für die Reaktionsstärke ist hier die von der Potentialkurve eingeschlossene Fläche; das Maximum ist auf 30 festgesetzt worden) für ein breitbandig reagierendes Feldpotential.

Beachte das Reaktionsmaximum in der Mitte des dynamischen Bereiches.

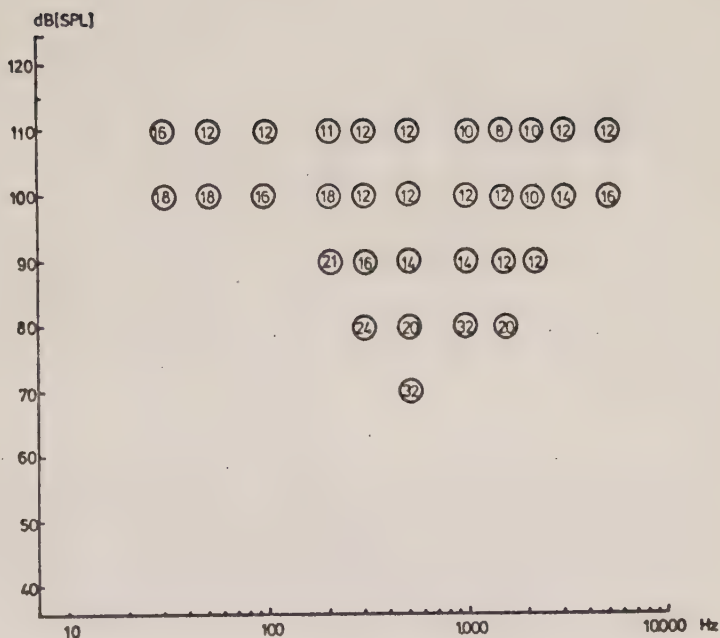


Abb. 16: Das Verhalten der Latenzzeiten im Antwortfeld eines breitbandig reagierenden Feldpotentials (EP 100), gemessen vom Reizbeginn bis Maximum der Potentialschwankung. Die Verteilung der Zeiten im Antwortfeld entspricht nicht dem Verlauf der Reaktionsstärke.

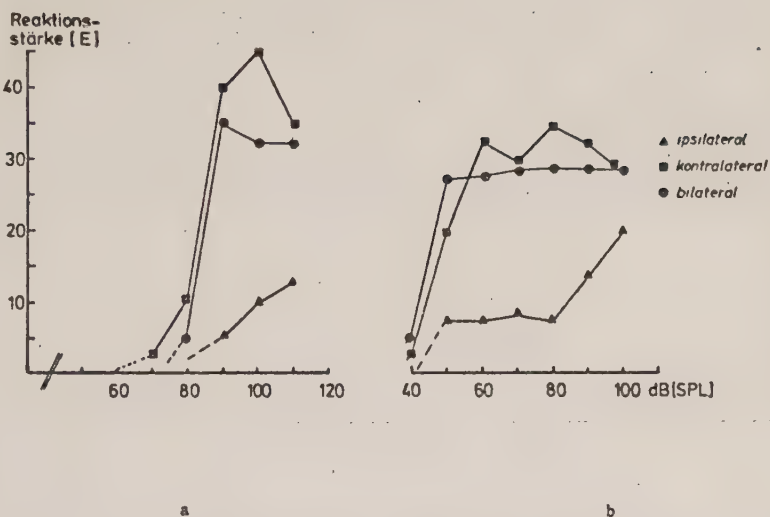


Abb. 17 a, b: Intensitätskennlinien von Feldpotentialen mit quantitativ und qualitativ unterschiedlichem Verlauf bei verschiedenen Reizparametern. Die Größe des linearen dynamischen Arbeitsbereiches ist von der Reizkombination abhängig. Bei a liegt die Reaktionsstärke für kontralateralen Reiz immer über der für den bilateralen; bei b findet ein Wechsel bei 55 dB statt. Die Potentiale auf ipsilateralen Reiz unterscheiden sich durch die Ausbildung eines Mittelplateaus bei b, wogegen a kontinuierliche Steigung aufweist.

Eine Zuordnung von Schwellenkurven einzelner Zellen (3.2.1) und der im Reaktionsfeld sichtbaren Schwellenfunktion ist nicht ohne weiteres möglich; Die EP-Schwellenfunktionen zeigen eher U-ähnliche Verläufe, typische V- oder W-Verläufe traten nicht auf. Das läßt sich darauf zurückführen, daß für das Antwortverhalten eines Evoked Potentials viele Zellen verantwortlich sind; eine homogene Beteiligung an der Antwort ist von der Form der Reaktion her weder auszuscheiden, noch läßt sie sich sichern; d.h. es muß hier davon ausgegangen werden, daß Zellen mit unterschiedlichem Reaktionsmodus eine ähnliche Form durch einfache räumliche Summierung hervorbringen.

3.2.4 Intensitätsverarbeitung

Die Intensitätsverarbeitung nervöser Elemente läßt sich auch in Kurzform durch Intensitätskennlinien veranschaulichen, wenn das vorliegende Material nicht zu einer Darstellung im Reaktionsfeld ausreicht, wie hier bei der Untersuchung auf Reize unterschiedlicher Lateralität.

Im Mesencephalon des Grasfrosches wurden akustische Reaktionen erst oberhalb eines Intensitätsbereiches von 50 dB SPL gefunden. Dabei wurden schwelennah nur die empfindlichen, phasischen On-Reaktionen erfaßt; bei höheren Intensitäten traten zusätzlich andere Reaktionstypen auf, jedoch nur in seltenen Fällen (5), wie z.B. reizdauerproportionale Entladungsmuster, so daß also phasisch-tonische Reaktionsmuster entstehen.

Die hier untersuchten Evoked Potentials weisen S-förmig gebogene Intensitätskennlinien auf. Der steile, mittlere Teil des dynamischen Arbeitsbereiches umfaßt nur etwa 20 dB. Schon bei 90 dB SPL wird Sättigung erreicht; bei weiterer Steigerung der Intensität treten gelegentlich rückläufige Kennlinien auf (sogenanntes Überschießen).

Bei 5 von 9 genauer untersuchten Evoked Potentials traten qualitativ und quantitativ unterschiedliche Reaktionsverläufe auf contra- bi- oder ipsilateralen Reiz auf. In Abb. 17 sind 2 Beispiele dargestellt.

Bei beiden ist die ipsilaterale Kennlinie sowohl von der bilateralen als auch von der contralateralen Reaktion durch eine geringere Steigung und fehlende Sättigung unterschieden.

In Abb.17 a zeigen sowohl contra- als auch bilaterale Kennlinie überschießende Reaktion und einen ausgedehnten dynamischen Arbeitsbereich (ca. 20 dB), dagegen tritt in Abb.17 b bei der contralateralen und bilateralen Reaktion schon frühe Sättigung auf.

Die von Liff (1969) und von Capranica und Moffat (1975) ermittelten Werte von etwa 30 dB für den linearen Arbeitsbereich von Hörnerven und die von Strother (1959) ermittelten Intensitätskennlinien von Innerohrpotentialen mit linearem Arbeitsbereich von etwa 30 dB stimmen mit den hier für das Mesencephalon ermittelten Werten gut überein.

Radionova (1963) erreichte bei ihren Untersuchungen in der Medulla nicht die Sättigung, so daß sich der lineare Arbeitsbereich schlecht angeben läßt, nach Schätzungen aus dem Kurvenverlauf läge er aber eher höher.

Ob der im Vergleich zu höheren Vertebraten kleine dynamische Arbeitsbereich durch Narkose oder sonstige Einflüsse hervorgerufen wird, ist nicht geklärt. Wahrscheinlich ist ein großer Umfang für Frösche gar nicht nötig, da auch bei ihren Rufen eine Lautstärkemodulation nicht erkennbar ist (Verhaltensliteratur bei Bogert 1960 und Blair 1963) und demzufolge in der Intensität (außer zur Entfernungsbestimmung, siehe unter 4.3) keine verwertbaren Informationen enthalten sind.

3.2.5 Lateralitätsspezifische Reaktionen

3.2.5.1 Evoked Potentials

Im folgenden werden seitenspezifische akustische Reaktionen im Mittelhirn beschrieben. Bei den Untersuchungen wurde mit auf die Trommelfelle aufgesetzten Styli gearbeitet, um gegenseitige Beeinflussungen, soweit sie nicht trotzdem über den interauralen Raum erfolgen, auszuschließen (siehe 2.3).

Phaseneffekte wurden hier nicht weiter untersucht; beide Reizstyli wurden mit phasensynchronen Sinusreizen angesteuert. Im Regelfall wurde bei Bestfrequenz untersucht, oder, wenn hinreichende Reaktion erfolgte, mit Klickreizen.

Nur etwa ein Drittel aller untersuchten, akustisch aktivierbaren Regionen im Mesencephalon reagierte deutlich unterschiedlich auf contralateral, bilateral oder ipsilateral angebotene Schallreize.

Ordnet man die drei untersuchten Reizkombinationen (contra-, bi-, ipsilateral) nach der durch sie hervorgerufenen Reaktionsstärke an, so erhält man (Ordnung nach absteigender Reaktionsstärke, Spannungswert als Reaktionsmaß) die Rangfolge (siehe Tab. 1):

- | | |
|--------------------------------|------------------|
| 1) contra- > bi- > ipsilateral | (häufig) |
| 2) contra- > ipsi- > bilateral | (weniger häufig) |
| 3) ipsi- > contra- > bilateral | (selten) |

Die möglichen anderen Reaktionsstärke-Relationen traten nicht auf. Von Fall 3) wurde nur ein Evoked Potential abgeleitet, obwohl häufiger Elemente beobachtet wurden, die diesen Reaktionsmodus zeigen. Allerdings konnten sie für eine ausreichende Untersuchung nicht lange genug gehalten werden. Daraus kann gefolgert werden, daß dieser Reaktionstyp nur in wenigen einzelnen Exemplaren im Torus semicircularis auftritt, während die zu 1) und zu 2) gehörigen Elemente in lockeren Clustern auftreten und generell häufiger vorkommen.

In Abb. 18 sind exemplarisch den Reaktionstypen 1), 2) und 3) entsprechende Beispiele zusammengestellt. Dabei stellt EP 81 gleichzeitig insofern einen Sonderfall dar, als diese Form nur im anterodorsalen Teil des Torus semicircularis auftrat. Sonst waren Korrelationen zwischen Potentialverlauf und topographischen Koordinaten nicht erkennbar.

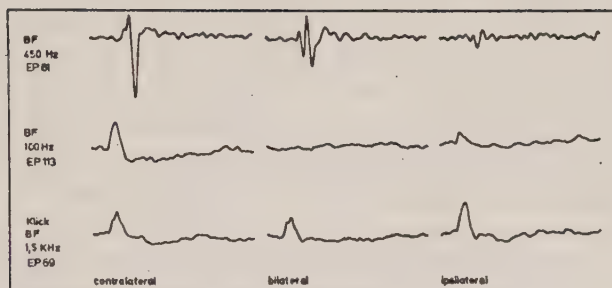


Abb. 18: Feldpotentiale mit unterschiedlicher Reaktion auf contra-, ipsi- und bilateralen Reiz. Bei EP 81 und EP 113 Sinusreiz, bei EP 69 Klickreiz. Es ist jeweils die Bestfrequenz angegeben. Eine topographische Zuordnung ergibt sich nur bei EP 81. Diese Potentialform wurde nur im anterodorsalen Teil des Torus abgeleitet.

	<u>Anzahl</u>
Evoked Potentials: gesamt	112
Reaktionsmodus	
contra > bi > ipsi	33
contra > ipsi > bi	7
ipsi > contra > bi	1
Einzelelemente gesamt	48
reizlängenproportionale Reaktion	5
seitenspezifische Reaktion	11
zeit- und/oder seitenfolgespezifische Reaktion	7

3.2.5.2 Einzelelemente

Die oben gemachten Ausführungen gelten prinzipiell auch für die Reaktion von Einzelelementen. Von den 48 daraufhin untersuchten Einzelelementen zeigen nur 11, das ist etwa ein Viertel, seitenspezifische Reaktionen. Die Häufigkeit der Reaktionsstärkerelation entspricht denen bei Evoked Potentials. In Abb. 19 und Abb. 27 sind charakteristische Beispiele dafür dargestellt. Sehr auffällig ist die Formkonstanz der PST-Histogramme für Reaktionen mit unterschiedlicher Lateralität. Das Element E 81 zeigt eine typische On-Reaktion auf einen längeren Tonalreiz, wobei der On-Peak auffällig zweiteilig erscheint. Diese Entladungsform bleibt konstant für alle 3 Reizkombinationen. Dasselbe gilt für die typische On-Off-Reaktion des Elementes E 84 auf kurzen, steilen Tonalreiz; Die Form der Entladung wird unverändert beibehalten, lediglich die Gesamtzahl der Einzelentladungen wird als Ausdruck für die Lateralitätsspezifische Reaktion vermindert. E 98 und E 103 (Abb. 27 Einschaltbild) beantworten bilaterale Reize mit geringerer Aktivität als contra- oder ipsilaterale, die sich untereinander in ihrer Reaktion nicht wesentlich unterscheiden; der zeitliche Reaktionsverlauf bleibt bei allen 3 Reizsituationen erhalten.

Kaulen et al (1972) haben beim Ochsenfrosch mit vergleichbarer Methodik, jedoch anderen Reizbedingungen im Mesencephalon auch Elemente gefunden, die bei gleicher Intensität contra- oder ipsilateral auf einseitige Reize nicht antworten (nach den Autoren "Hemmung"). Vergleichbare Reaktionen sind hier nicht aufgetreten.

Bei der Untersuchung von seitenspezifischen Reaktionen muß sehr genau zwischen seitenspezifischer Beantwortung von Einzelreizen (Reizintensitätsdifferenz zwischen gereiztem und ungereiztem Ohr entsprechend der einseitig angewandten Intensität, ohne Berücksichtigung von Übersprechen) und der Fähigkeit zur Richtungsbestimmung unterschieden werden. Bei Fröschen stellt sich dies Problem besonders, weil hier zusätzliche Hilfsmittel (vorverarbeitende Strukturen wie Gehörgang und Ohrmuscheln) fehlen.

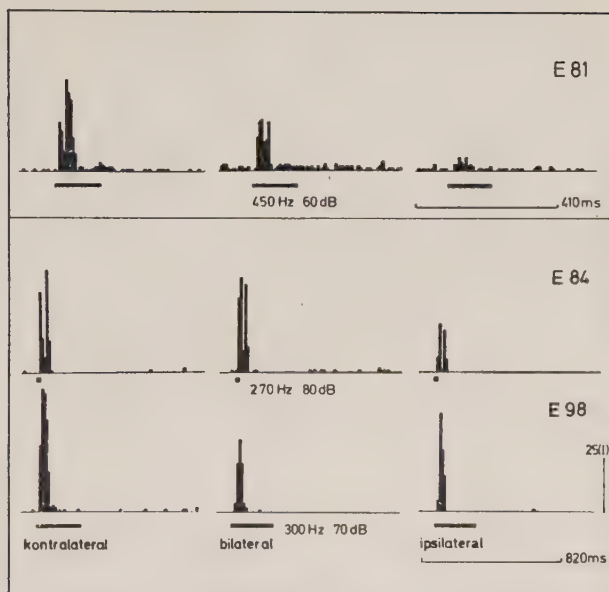


Abb. 19: Lateralitätsspezifische Reaktionen von 3 Elementen.

Die Entladungsmuster der Elemente bleiben sowohl bei Einzelreizen (contra- bzw. ipsilateral) als auch bei Reizung beider Ohren (bilateral) in der Grundform erhalten. Reizabhängige Reaktionsunterschiede treten nur als Reaktionsstärkeunterschiede auf.

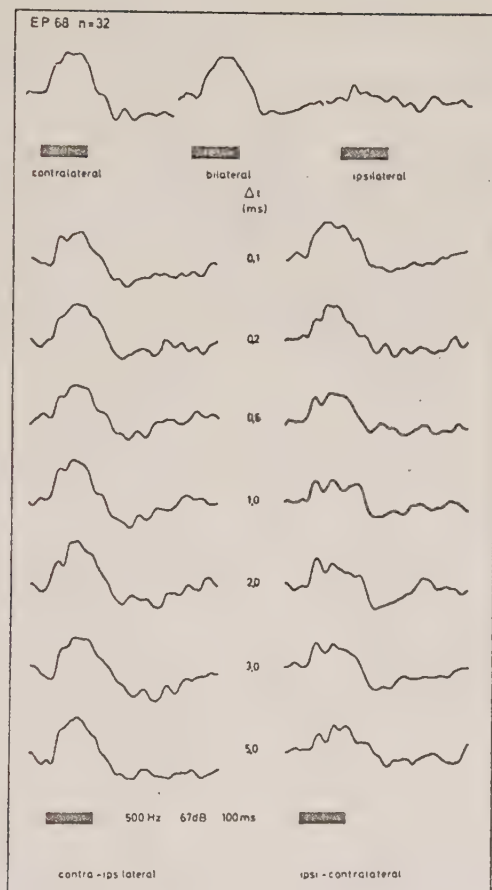


Abb. 20: Evoked Potential mit Reaktion auf Verzögerungszeiten Δt (simulierte Laufzeit zwischen beiden Ohren). Bei Sinusreizen unterschiedlicher Seitenfolge (contra-ipsilateral bzw. ipsi-contralateral) treten abhängig von der Verzögerungszeit Δt voneinander verschiedene Potentialformen und Amplituden auf, d.h. der "simulierte" Schalleinfall von der rechten Seite wird von dem von links her unterschieden.

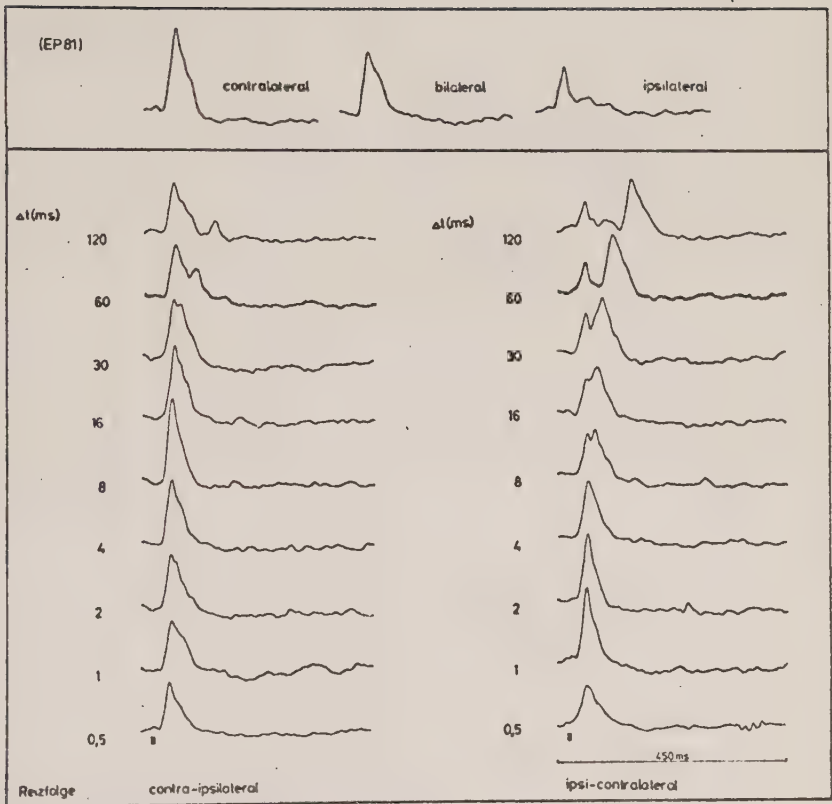


Abb. 21: Reaktion auf lange Verzögerungszeiten (bilateraler Klickreiz) und deutliche Reizfolgespezifität eines Evoked Potential. Bei langen Verzögerungszeiten löst sich der Antwortpeak auf in die beiden Grundantworten. Die Verrechnung erfolgt hier rein additiv. Der Bereich deutlich unterschiedener Reaktionen entspricht den Rufimpuls- und Rufintervallzeiten.

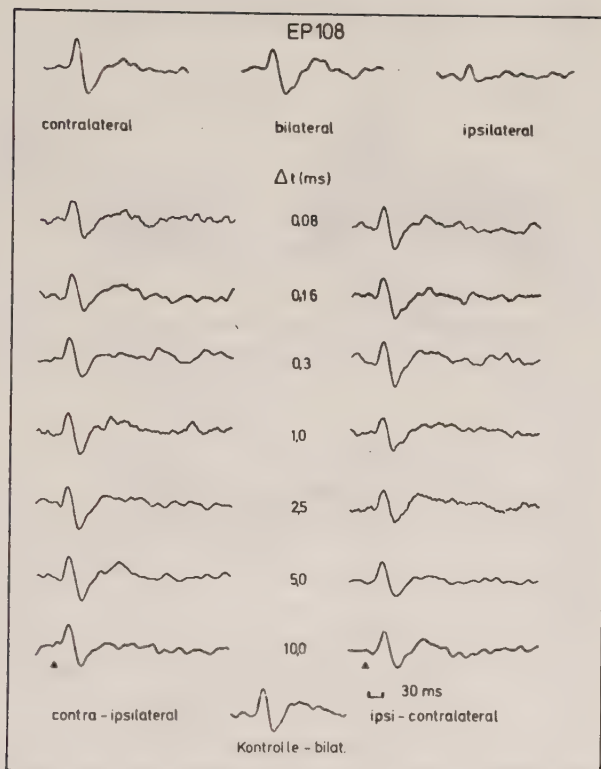


Abb. 22: Beispiel für eine seitenspezifische Reaktion eines Evoked Potential (Klickreiz) ohne Verrechnung von Reizfolgen und Verzögerungszeiten. Obwohl contra- und ipsilaterale Klicks verschiedene Reaktionspotentiale hervorrufen, hat der Wechsel des Führungsreizes und auch die Einführung von Zeitverzögerungen Δt keinen Einfluß auf die Reaktion.

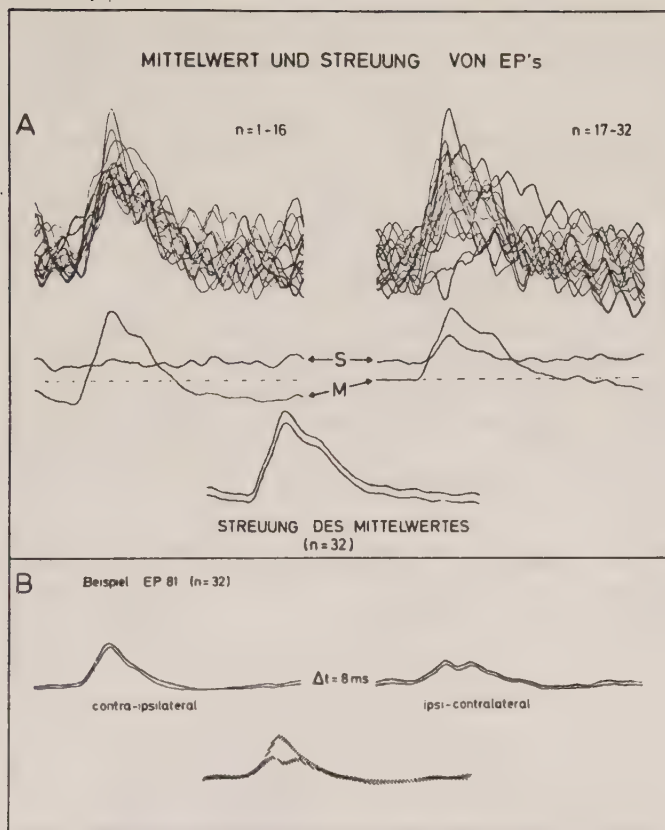


Abb. 23: Mittelwert und Streuung von Evoked Potentials. Im Bildteil A sind die Durchläufe Nr. 1 bis 16 und Nr. 17-32 einzeln dargestellt. Darunter ist jeweils die Mittelungskurve M über $n = 16$ Durchläufe und ihre Streuung S angegeben. Man sieht den Einfluß von Ausreißern auf M und S. Darunter ist die Streuung des Mittelwertes als Toleranzband dargestellt. Der Mittelwert selbst verläuft in der Mitte zwischen den Streuungsgrenzen. Im Bildteil B ist dieses Verfahren an EP 81 ($n = 32$) für eine Verzögerungszeit von 8 ms dargestellt. Die Toleranzbänder der beiden Reaktionen sind einander überlagert worden. Die Darstellung macht die signifikant unterscheidbare Reaktion auf die beiden möglichen Reizfolgen deutlich. (Zur Methodik siehe 2.7, Seite 10).

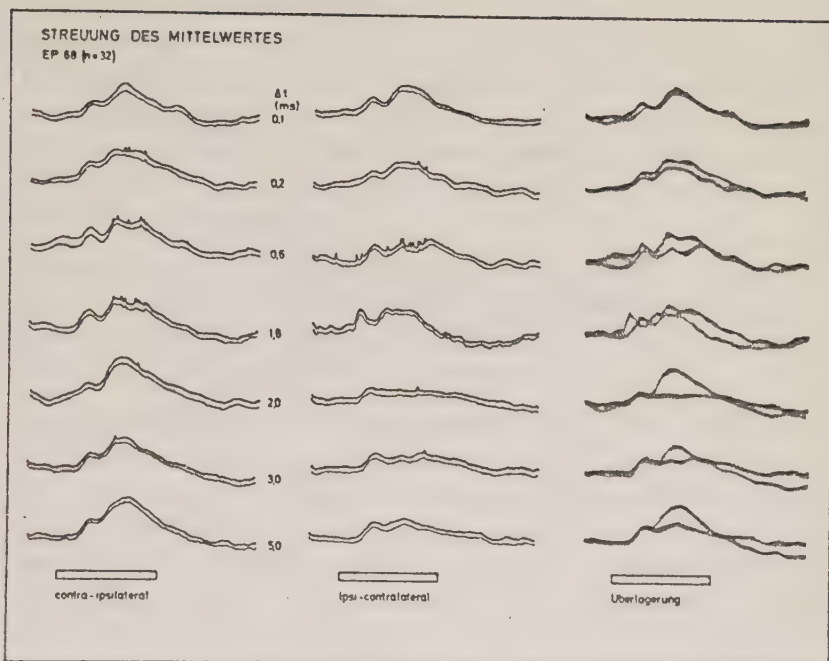


Abb. 24: Die Toleranzbänder (siehe auch Abb. 23 und 2.7, S. 10) von EP 68 (für $n = 32$ Durchläufe). Links im Bild ist die Reizfolge contra-ipsilateral, in der Mitte ipsi-contralateral dargestellt. Rechts sind die Überlagerungen der Toleranzbänder dargestellt. Der Verlauf der Überschneidungen in der Überlagerungsdarstellung macht die Unterschiede in der Reaktion deutlich. Die nahezu konstante Breite der Toleranzzonen auch im Antwortbereich läßt auf eine gleichbleibende Hintergrundaktivität schließen, d.h. durch den Tonreiz wird nicht die Hintergrundaktivität "moduliert", sondern es werden "neue" Elemente aktiviert.

3.3 Reaktionen im Mesencephalon bei akustischer Reizung mit interauralen Zeitdifferenzen

3.3.1 Evoked Potentials

Nur ein geringer Teil der über beide Ohren akustisch aktivierbaren Regionen reagiert auch auf interaurale Zeitdifferenzen. Dabei ist die Antwort in der Mehrzahl der Fälle davon abhängig, in welcher Reihenfolge (Führungsreiz ipsi- oder contralateral) der Reiz appliziert wird. Ein typischer Reaktionsverlauf ist in Abb. 21 dargestellt.

Bei interauralen Verzögerungszeiten bis zu etwa 8 ms (simulierte Laufzeit) bleibt ein einheitlicher Reaktionsmodus erhalten, gleichgültig ob die Reizfolge contra-, ipsi- oder ipsicontralateral geboten wird, d.h. ob ein Schalleinfall von links oder von rechts her simuliert wird.

Bei Verzögerungszeiten über 8 ms tritt eine Änderung des Reaktionspotentials auf. Die Reaktionsstärke für contralateralen Führungsreiz steigt an, während bei ipsilateralem Reiz eine deutliche Separierung in zwei aufeinander folgende Antwortmaxima erkennbar ist. Bei weiterer Verlängerung des Zeitverzuges zwischen beiden Reizen (bis über $\Delta t = 30$ ms) erscheint bei beiden Reizfolgen eine zweigipflige Antwort, die bei weiterer Erhöhung zu deutlich voneinander abgesetzten, seitenspezifischen Reaktionen führt; diese entsprechen den Reaktionspotentialen für monaurale Reize völlig, d.h. die charakteristischen Merkmale des Führungs- und des Folge-Reizes bleiben unverändert erhalten.

Im mittelfrequenten Bereich (500 Hz) reagierende Zellgruppen sind in der Lage, auf Verzögerungszeiten im Bereich von Bruchteilen von Millisekunden zu reagieren. Ein vollständiges Beispiel zeigt Abb. 20. Die Reaktion auf Reizfolgen mit wechselndem Führungsreiz ist besonders im Bereich des auf einen ausgeprägten On-Peak folgenden langsamen Nachpotentials zu beobachten.

Eine Reizfolge contra-ipsilateral löst schon im Bereich von Zeitverzögerungen von $\Delta t = 0,2$ ms andere Reaktionen aus, als die Reizfolge ipsi-contralateral. Bei größeren Zeitdifferenzen Δt wird deutlich unterschieden zwischen der On-Reaktion ohne zeitliche Beeinflussbarkeit und dem Folgepotential mit Reaktion auf angewandte Zeitverzögerungen. Bei der Reizfolge ipsi-contralateral ist die Amplitude des Folgepeaks deutlich vermindert.

In Abb. 22 ist ein Beispiel für fehlende Reaktion auf Zeitunterschiede dargestellt, obwohl eine deutliche Reaktion auf seitenspezifische Reize erfolgt. Trotz der angewandten Zeitverzögerung entspricht die Reaktion völlig dem bilateralen Grundtyp.

Um die unterschiedlichen Reaktionen auf verschiedene Reizkombinationen gegeneinander abzusichern, wurde die Entwicklung des Mittelwertes, seine Streuung und der Mittelwert der Streuung näher untersucht und in Abb. 23 für das EP 81 dargestellt.

Im Bildteil A sind von den 32 ausgewerteten Durchläufen die erste bzw. zweite Hälfte einzeln dargestellt. Deutlich erkennbar ist der Einfluß von "Ausreißern" auf den Teilmittelwert und dessen Streuung. Bei der Mittelung aller 32 Durchläufe ist eine beträchtliche Glättung eingetreten. Die Streuung des Mittelwertes erscheint als die Breite eines schmalen Toleranzbandes; sie bleibt über die gesamte Potentiallänge nahezu konstant.

Im Bildteil B ist als Beispiel der Verlauf des Toleranzbandes für contra-ipsilaterale bzw. ipsilaterale Reizung ($\Delta t = 8 \text{ ms}$) dargestellt. Die Überlagerung der beiden Toleranzbänder macht deutlich, daß gesicherte unterschiedliche Reaktionen vorliegen.

Ein weiteres Beispiel zeigt Abb. 24 mit EP 68. Der unterschiedliche Verlauf der Toleranzzonen für die verschiedenen Reizfolgenkombinationen und deren Überlagerung zeigt, daß sich die Reaktionen, besonders im Bereich des beschriebenen Nachpotentials, nicht überschneiden. Es kann also mit Sicherheit davon ausgegangen werden, daß signifikant unterschiedliche Reaktionen erfolgt sind.

Die Darstellung der Streuung des Mittelwertes ermöglicht eine weitere Aussage. Aus dem nahezu parallelen Verlauf der oberen und unteren Streuungsgrenze über den gesamten Potentialverlauf, d.h., auch im Bereich der Reizzeit und der neuronalen Reaktionen darauf, kann geschlossen werden, daß eine über den gesamten Zeitverlauf statistisch ausgewogene Hintergrundaktivität vorliegt.

Das bedeutet, daß die Reaktion auf akustische Reize nicht so erfolgt, daß die Hintergrundaktivität verändert wird, sondern daß "neue Elemente" an der Reaktion auf den Reiz beteiligt sind, die zuvor nicht aktiv waren.

Da sich aus Abb. 24 grundsätzlich differierende Verläufe der Toleranzzonen ergeben, liegt der Schluß nahe, daß die "neu aktivierten Elemente" für unterschiedliche Reizfolgen zwei unterscheidbare Populationen darstellen; eine unterschiedliche Reaktion solcher Populationen ist durch die Wirksamkeit von Hemm- und Bahnungsvorgängen denkbar, die von der zeitlichen Folge der Reizkombination abhängig sind.

3.3.2 Einzelelemente

Prinzipiell ähnliche Reaktionen wie bei den Evoked Potentials lassen sich an Einzelzellen beobachten. Änderungen der Entladungsformen treten hier naturgemäß deutlicher hervor, da im Gegensatz zu den Evoked Potentials ein einheitlich reagierendes Element der Ableitung zugrunde liegt. Andererseits machen sich geringfügige Änderungen in der Elektrodenlage und im allgemeinen physiologischen Zustand des V.T. wesentlich unangenehmer bemerkbar. Von den beobachteten 48 Einzelelementen reagieren nur 11 auf Reize lateralitätsspezifisch und von diesen waren nur 8 mit simulierten zu zeit- und/oder seitenfolgespezifischen Reaktionen anregbar.

In Abb.25 sind die PST-Histogramme der Elemente E 86 und E 87 dargestellt. Beide Elemente beantworten binaurale Reize und auch Zeitverzögerungen; die Grundreaktion unterscheidet sich jedoch voneinander.

Das Element 86 reagiert auf kurze Sinusreize (20 ms, ohne Verrundung) mit Klickcharakter maximal mit einer On-Aktivierung, der eine lange Off-Reaktion folgt (sehr langsames Abklingen der Reaktion). Eine eingeführte Zeitverzögerung wird mit nahezu kontinuierlicher Reduzierung der Spikezahl bei wachsendem Δt beantwortet. Der Entladungscharakter wird nur dadurch beeinflusst, daß die Abklingzeit der Off-Reaktion stark verkürzt wird.

Das Element 87 unterscheidet sich (bei gleicher Reizform) in der Reaktion auf Δt durch die Ausbildung eines Entladungsratenmaximums bei $\Delta t = 0,2$ ms; hier bleibt das Entladungsmuster nahezu unverändert.

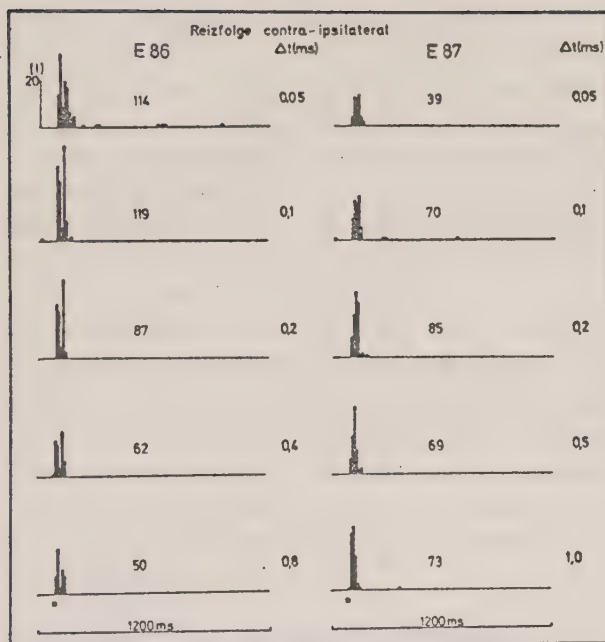


Abb. 25: Zwei Elemente mit unterschiedlicher Reaktion auf Zeitverzögerungen bei kurzen Tonreizen (20 ms). E 86 zeigt eine On-Off-Reaktion mit Abnahme der Entladungsrates bei zunehmender Zeitverzögerung. Der Reaktionstyp bleibt unbeeinflusst. E 87 reagiert mit zunächst zunehmender Entladungsrates (bis $\Delta t = 0,2$ ms), darüber wird die Entladungsrates wieder geringer. Auch hier bleibt der Reaktionstyp unverändert. Zur Verdeutlichung der Unterschiede in der Entladungsrates ist neben den Histogrammen die Anzahl der Impulse ($n = 32$ Durchläufe) angegeben.

Andere Elemente reagieren bei längeren Reiztönen, wie z.B. das in Abb. 26 dargestellte E 81. Hier unterscheidet sich die Antwort bei Zeitverzögerungen von 0,5 ms deutlich vom bilateralen Grundtyp. Um die Gruppierung der Impulse besser zu verdeutlichen, ist hier der zeitliche Verlauf der Einzeldurchläufe mit dargestellt. Bei der bilateralen Grundform (ohne Δt) sind zwei deutlich voneinander abgesetzte Gruppen im Zeitverlauf erkennbar. Durch die Einführung einer Zeitverzögerung konzentriert sich die Aktivität auf die Anfangsphase der Antwort, bei contra-ipsilateraler Reizfolge scheint sich dabei die zweite Gruppe in eine mehr diffuse Verteilung aufzulösen.

Der Reaktion des Elementes 81 sind andere anzuschließen, deren Reaktionsintensität sich bei gesteigerter Verzögerungszeit sprunghaft ändert (E 103, Abb. 27). Der Verlauf der Reaktionsintensität ist in Abb. 28 gegen die Zeitverzögerung zwischen ipsi- und contralateralem Reiz aufgetragen und einem ähnlich reagierenden Element gegenübergestellt. Beide Kurvenverläufe zeigen kein eindeutiges Zuordnen von Reaktionsintensität und Zeitverzögerung bzw. Einfluß der Reizreihenfolge. Mehrfache Überschneidungen erschweren die Vorstellung, daß auf diese Weise binaurale Zeitdifferenzen codiert werden. Bei langen Verzögerungszeiten laufen die Reaktionen auseinander und lassen eindeutige Reaktionen auf die contra- bzw. ipsilateralen Einzelreize erkennen (Abb. 28, E 103). Dies deutet darauf hin, daß auch bei Einzelelementen ein ähnliches additives Arbeitsprinzip vorliegt, wie bei dem in Abb. 21 gezeigten Feldpotential, und läßt den Schluß zu, daß das dort gefundene additive Verarbeitungsprinzip nicht die Folge von Verrechnungsvorgängen in einer Vielzahl von Neuronen widerspiegelt, sondern daß die Einzelneurone so arbeiten.

Neuere Untersuchungen an Laubfröschen (Ohrabstand etwa 15 mm) haben ergeben, daß in der Oliva einige wenige Neuronen vorhanden sind, die auf Zeitunterschiede von etwa 100 μ s reagieren (Feng und Capranica 1974, Feng et al. 1976). Bei Berücksichtigung des Ohrabstandes sind diese Werte mit den hier gefundenen durchaus in der Größenordnung vergleichbar; allerdings wäre in beiden Fällen eine Ausnutzung zur Seitenbestimmung nur schlecht vorstellbar, denn es werden nur Zeitdifferenzen aufgelöst, die weit größer sind, als die bei seitlichem Schalleinfall ($\theta = 90^\circ$) maximal auftretenden Werte Δt (siehe 4.2.1).

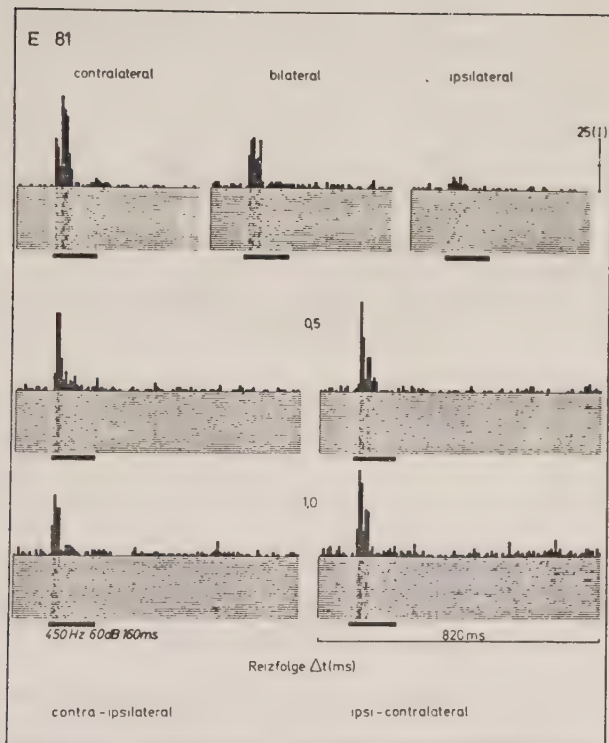


Abb. 26: Seitenspezifische und reizfolgespezifische Entladungsmuster auf langen Tonreiz. Die Reaktionen auf 0,5 bzw. 1 ms Zeitverzögerung zeigen keine Unterschiede; contra-ipsilaterale Reizfolge und ipsi-contralaterale Reizfolge rufen unterschiedliche Entladungsmuster hervor. Zur Verdeutlichung sind die Einzeldurchläufe mit dargestellt.

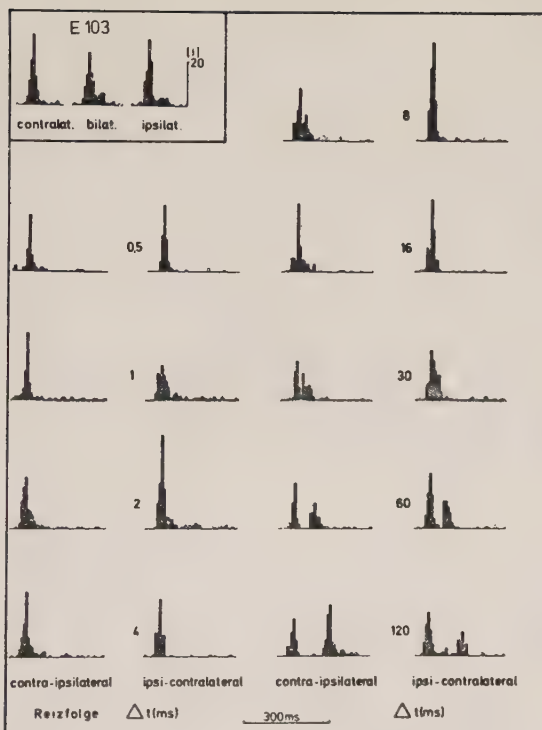


Abb. 27: Reaktionen eines Einzelelements auf unterschiedliche Reizfolge und Zeitverzögerung. Es ist kein eindeutiges Zuordnen von Reaktionsintensität und Zeitverzögerung oder Reihenfolge des Reizes zu erkennen. (Siehe auch Abb. 28). Im Einschaltbild die seitenspezifischen Grundreaktionen.

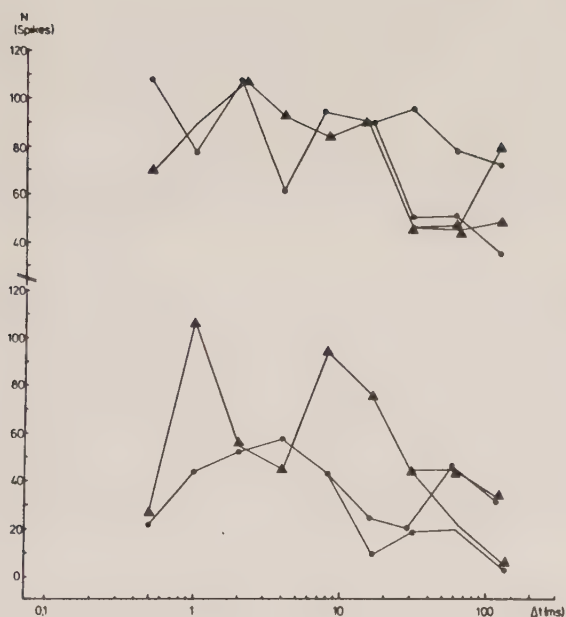


Abb. 28; Darstellung der Impulsanzahl pro Reiz in Abhängigkeit von der Zeitverzögerung Δt zwischen den Reizen für zwei Elemente. (Oben E 103 von Abb. 27, unten ein ähnlich reagierendes Element). ● = Reizfolge ipsi-contralateral, ▲ -contra-ipsilaterale Reizfolge. Bei $\Delta t = 16$ (30) ms bzw. 8 (30) ms sind die Antworten zweiteilig und entsprechend gruppenweise dargestellt.

3.4 Experimente zur akustischen Orientierung

3.4.1 Richtdiagramm

Ein räumliches Hindernis im Schallfeld verändert dessen Struktur durch Beugungs- und Reflexionseffekte; Interferenzen bewirken typische, von der Hindernisgröße abhängige Veränderungen des Schallfeldes, insbesondere in unmittelbarer Nähe des Hindernisses. Der Grad der auftretenden Störungen ist abhängig vom Verhältnis zwischen Hindernisgröße und Schallwellenlänge (Wiener 1947, Beranek 1965, Meyer und Neumann 1967).

Es ist daher denkbar, daß sich bereits der Schalldruck am Trommelfell mit der Einfallrichtung ändert und damit eine Grundlage zur Richtungsbestimmung liefert.

Zur Überprüfung dieser Hypothese am Frosch wurde mit der unter 2.8 dargestellten Methode (Meßmikrophon statt Trommelfell) ein Schalldruckrichtdiagramm bei verschiedenen Frequenzen aufgenommen (Abb. 29). Für reine Schalldruckmessungen ist, wie weiter oben ausgeführt, eine kreisförmige Richtcharakteristik zu erwarten. Die Abweichung der einzelnen Meßwerte von der Kreisform lag bei allen fünf untersuchten V.T. innerhalb der Ablesegenauigkeit von ± 1 dB. Eine abschattende Wirkung des Kopfes war daher nicht nachweisbar und eine Richtungsorientierung auf dieser Basis mittels Schalldruck allein ist somit auszuschließen.

Schwartzkopff (1952) gibt das Richtungsdiagramm für das Dompfaffenohr bei verschiedenen Frequenzen an; die Größenverhältnisse beim Dompfaffenkopf liegen in derselben Größenordnung wie bei Fröschen und die Ergebnisse lassen sich ohne Widerspruch vereinbaren, obwohl dort mit natürlichen Trommelfellen und Innerohrpotentialen als Indikator gemessen wurde. Allerdings schließt bei Vögeln das Trommelfell nicht mit der Kopfoberfläche ab, sondern liegt am Boden eines äußeren Gehörganges, dessen schallrichtende Wirkung durch spezielle Federanordnungen unterstützt wird. Einen weiteren, wenn auch geringeren Beitrag liefert die beim Vogel (im Gegensatz zum Frosch) fast ideale Kugelform des Kopfes. Vermutlich sind dies die Gründe dafür, daß am Dompfaffenohr der Schalldruck bei 800 Hz auf der der Schallquelle abgewandten Seite um etwa 2,5 dB verringert ist; bei höheren Frequenzen verstärkt sich dieser Effekt, wie zu erwarten ist.

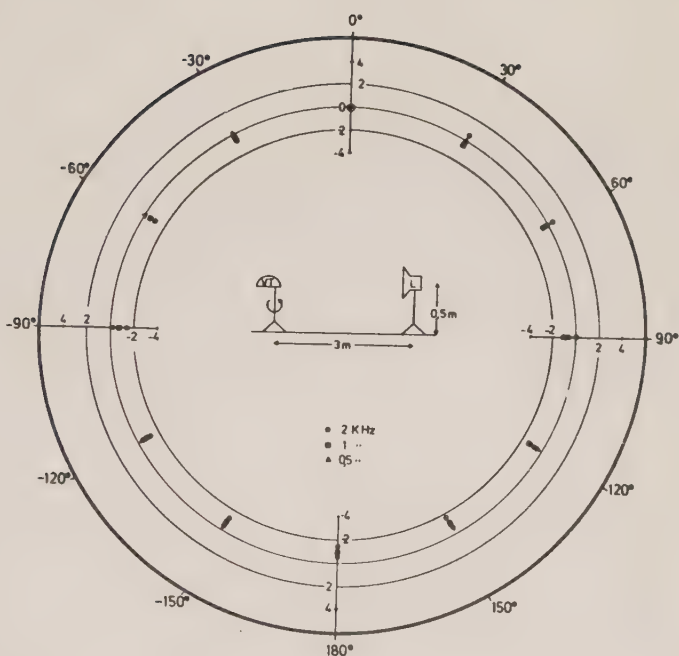


Abb. 29: Richtdiagramm des Froschkopfes für Schalldruck, gemessen mit statt des Trommelfells eingebautem Kondensatormikrophon. Für die Frequenzen 0,5; 1 KHz und 2 KHz ergeben sich kreisförmige Richtdiagramme. Die geringen auftretenden Abweichungen sind durch die Ablesegenauigkeit am Meßgerät bedingt. Die Meßanordnung (VT = Versuchstier, L = Lautsprecher) ist im Einschaltbild angegeben.

Payne (1971) fand bei Schleiereulen, wo andere Größenverhältnisse vorliegen und besondere schallvorverarbeitende Federanordnungen an der Gehörgangsöffnung vorhanden sind, mit ähnlicher Methodik wie hier beim Frosch (mit Mikrophon) ausgeprägte Richtwirkungen oberhalb 8,5 KHz. Diese rein physikalisch experimentellen Befunde konnten durch Lokalisierungsleistungen intakter Tiere im Verhaltensexperiment von Payne bestätigt werden.

3.4.2 Die interaurale Dämpfung

Wenn eine Schalldruckdifferenz über beiden Ohren für die Bestimmung der Schallrichtung optimal ausgenutzt werden soll, muß sie nach Möglichkeit auch vollständig auf das Innenohr übertragen werden. Um ein möglichst gutes Auflösungsvermögen zu erreichen, sollten keine Übersprechvorgänge zwischen den beiden Empfangssystemen durch Schallübertragung über Knochen, Flüssigkeits- oder Lufträume möglich sein. Gerade bei Anuren ist dies besonders wichtig, da vorverarbeitende Strukturen, wie äußerer Gehörgang, Concha und Pinna, die bei höheren Wirbeltieren zur Unterstützung eines gerichteten Schallempfangs beitragen (Literatur bei Batteau 1968, Shaw 1966, Sinyor und Lazlo 1973, Hebrank und Wright 1974) völlig fehlen.

Bei Fröschen ist außerdem eine relativ weitleumige, für Luftschall passierbare Verbindung zwischen beiden Ohren über die Mundhöhle und die Tuba eustachii zum Mittelohr vorhanden, d.h. mit Übersprechen muß gerechnet werden. Ein solches Hohlraumssystem zeigt oberhalb bestimmter Grenzfrequenzen (Wellenlänge $<$ als das 2π -fache der größten Abmessung) frequenzabhängige Dämpfungsschwankungen (Hoeft et al. 1963). Für *Rana temporaria* sind diese Verhältnisse für Frequenzen von $f > 2,5$ KHz (Mundhöhle) und $f > 10$ KHz (Paukenhöhle) gegeben und damit außerhalb der für *Rana* wichtigen Frequenzen.

Die interaurale Dämpfung wurde nach der unter 2.9 geschilderten Methode ermittelt. Der Verlauf der Dämpfung bei verschiedenen Frequenzen ist in Abb. 30 dargestellt. Ein ausgeprägtes Dämpfungsmaximum liegt bei 1,5 KHz (etwa 30 dB). Ein relatives Minimum bei 250 Hz unterbricht einen langsam mit der Frequenz ansteigenden Kurvenverlauf. Ein weniger ausgeprägtes Minimum ist bei 750 Hz vorhanden.

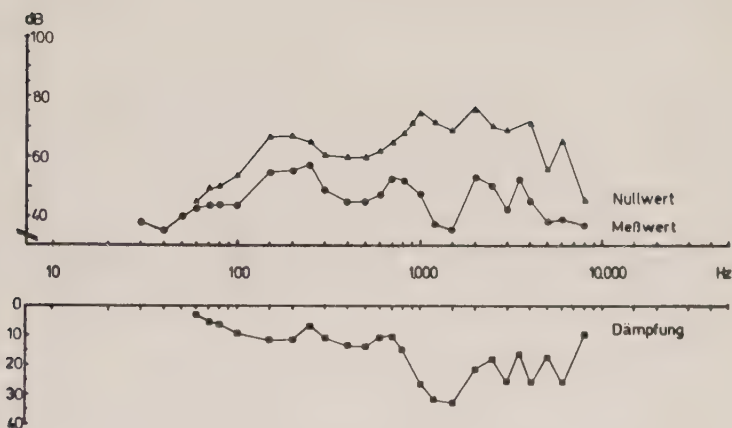


Abb. 3o: Verlauf der interauralen Dämpfung (Tuba eustachii - Mundhöhle - Tuba eustachii) in Abhängigkeit von der Frequenz. Im Einzelnen sind die O-Wert-Bezugskurve, die Meßwerte und die sich aus der Differenz ergebende Dämpfung dargestellt.

Beim Vergleich mit den arteigenen Lauten fällt auf, daß der niederfrequente Lautanteil - zwischen 300 und 700 Hz (nach Levenko 1969, Vasilev 1969, Schneider 1973) - wesentlich weniger bedämpft auf das andere Ohr gelangt als der hochfrequente Anteil um etwa 1 - 1,5 KHz; die ermittelte Differenz liegt bei 15 dB.

Strother (1959) hat beim Ochsenfrosch mittels Innerohrpotentialen wesentlich geringere Dämpfungswerte gemessen (10 dB) mit Maximalwerten bei 200 Hz und bei 1,5 KHz. Beim Vergleich dieser Werte müssen allerdings die unterschiedlichen Größenverhältnisse berücksichtigt werden: Die Tuba eustachii hat beim Ochsenfrosch einen Durchmesser von etwa 10 mm (Strother), während hier beim Grasfrosch maximal 2 mm (bei Basisbreite = 22 mm) gemessen wurden. Durch Ausschaltung der Kopplung über die Lufträume (verstopfte Tuba) fand Strother im Frequenzbereich von 300 Hz bis 1500 Hz die Dämpfungswerte um durchschnittlich 18 dB (mit Maxima bis zu 34 dB, bei unterbrochener Columella sogar bis zu 60 dB) gesteigert. Damit ist deutlich, daß Knochenleitung und perilympatische Schallübertragung nur unwesentlich zum Übersprechen beitragen. Wever (1959) fand bei Caiman mit ähnlicher Methodik wie Strother Dämpfungsweite von durchschnittlich nur 0,2 dB bei Maxima von 0,5 dB im Frequenzbereich von 0,1 - 3 KHz; bei unterbrochener Columella steigen die Werte um etwa 40 dB an.

Wesentlich höher liegen die Dämpfungswerte bei höheren Wirbeltieren, von denen gute Lokalisationsleistungen bekannt sind. Boerger et al (1968a, b) fanden bei der Katze Dämpfungswerte von mindestens 35 dB unterhalb von 1 KHz, mit einer Zunahme von im Mittel 60 dB/Oktave bei höheren Frequenzen. Zwislocki (1953) fand für Homo mit psychophysischer Methodik Werte um 40 dB bei 250 Hz mit ansteigendem Verlauf (um 10 dB/Oktave) bei höheren Frequenzen.

3.4.3 Die "neuronale" Richtungsempfindlichkeit

An 6 ausgewachsenen Fröschen wurde mit der unter 2.10 angegebenen Methodik die neuronale Richtungsempfindlichkeit bestimmt. Dazu wurden Evoked Potentials abgeleitet und die Meßwerte für alle V.T. gemittelt und die prozentuale Abweichung relativ zur O-Lage bestimmt. Für 250, 500 und 100 Hz ergeben sich unterschiedliche Richtdiagramme (Abb.31). Alle Diagramme zeigen eine einheitliche Grundstruktur.

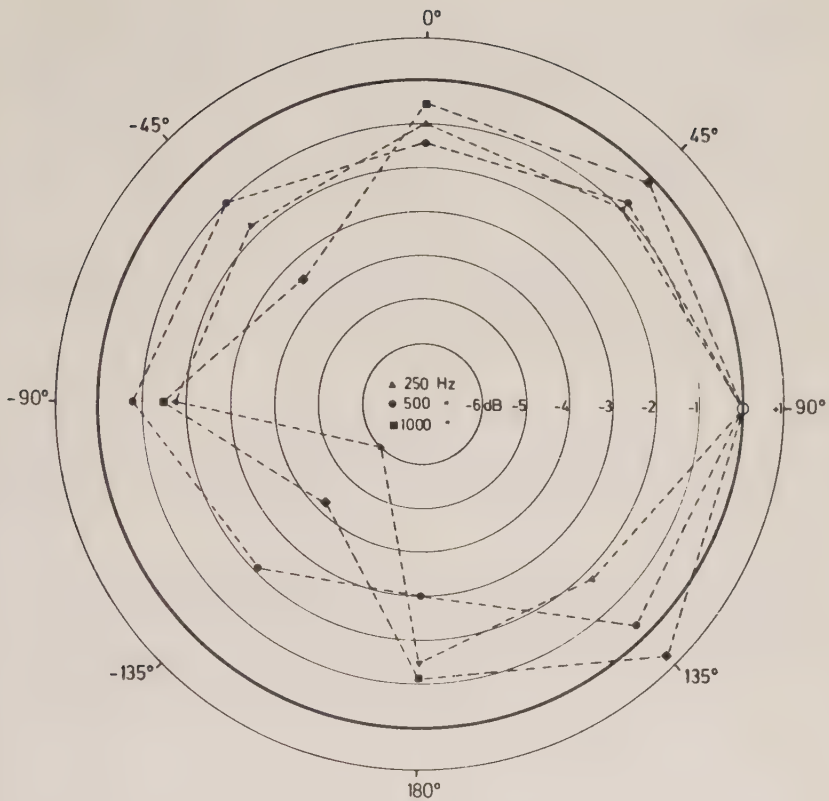


Abb. 31: Neuronale Richtungsverarbeitung für 3 Frequenzen. Die Amplitude von zentral aus dem Torus semicircularis abgeleiteten Evoked Potentials ist gegen den Schalleinfallswinkel (vorn = 0°) aufgetragen. Bezugswert = 0 dB ist 90° contralateral (von der Elektrodenposition aus gesehen). Die Werte sind über 6 V.T. ($0, 90, 180^\circ$) bzw. 4 V.T. ($45, 135^\circ$) gemittelt. Die Abweichungen vom 0-Wert sind in dB angegeben.

- Im Gegensatz zu der erwarteten kreisförmigen Richtwirkung für reinen Schalldruckempfang (siehe 3.4.1) weisen alle Diagramme einen nicht symmetrischen Verlauf auf (Nieren- oder Cardioidform). Die größte Empfindlichkeit wird bei seitlichem Schalleinfall ($\Theta = 90^\circ$) für das contralaterale Ohr (von der Elektrodenlage her definiert) erreicht. Bei der Schallfrequenz 1 KHz tritt davon abweichend das Empfindlichkeitsmaximum bei einem Einfallswinkel von $\Theta = 135^\circ$ auf.
- Spiegelbildlich dazu haben alle Diagramme (ipsilateral) ein ausgeprägtes Minimum. Auch hier weicht der Wert für 1 KHz insofern ab, als ipsilateral ein Nebenmaximum auftritt, ohne jedoch die Tendenz des Diagramms zu ändern.

Die unterschiedliche Ausbildung der Richtdiagramme bei den untersuchten Frequenzen wird verständlich, wenn man davon ausgeht, daß auf dem Wege durch die vorgeschalteten Verrechnungsinstanzen das Verhältnis ipsilateraler bzw. contralateraler Erregung reizparameterabhängig verändert wird.

Die von Schwartzkopff (1952) mittels Cochleapotentiale aufgenommenen Richtdiagramme zeigen für höhere Frequenzen (0,8 und 3,2 KHz) grundsätzlich ähnliche Form, bei hohen Frequenzen (12,8 KHz) tritt ein ähnliches Nebenmaximum auf wie hier beim Frosch für 1 KHz).

4. Mechanismen der akustischen Orientierung

Zahlreiche Verhaltensuntersuchungen, die vorwiegend im Freiland durchgeführt wurden, belegen, daß das Gehör des Frosches beim Auffinden des (quakenden) Geschlechtspartners oder des "Chores" rufender Artgenossen eine hervorragende Rolle spielt (Literaturübersicht bei Bogert 1960, Blair 1963, Wickler und Seibt 1974, Gerhard 1974). Die Richtungsbestimmung kann für Frösche zwar grundsätzlich im dreidimensionalen Raum wichtig sein; beim Grasfrosch als Bodenbewohner spielt aber nur die horizontale Ebene eine Rolle.

In den nachfolgenden Überlegungen werden nun die Bedingungen der Richtungsbestimmung untersucht; dabei wird unterstellt, daß die Entfernung zu einer bekannten Schallquelle auf Grund der Lautheit ermittelt wird.

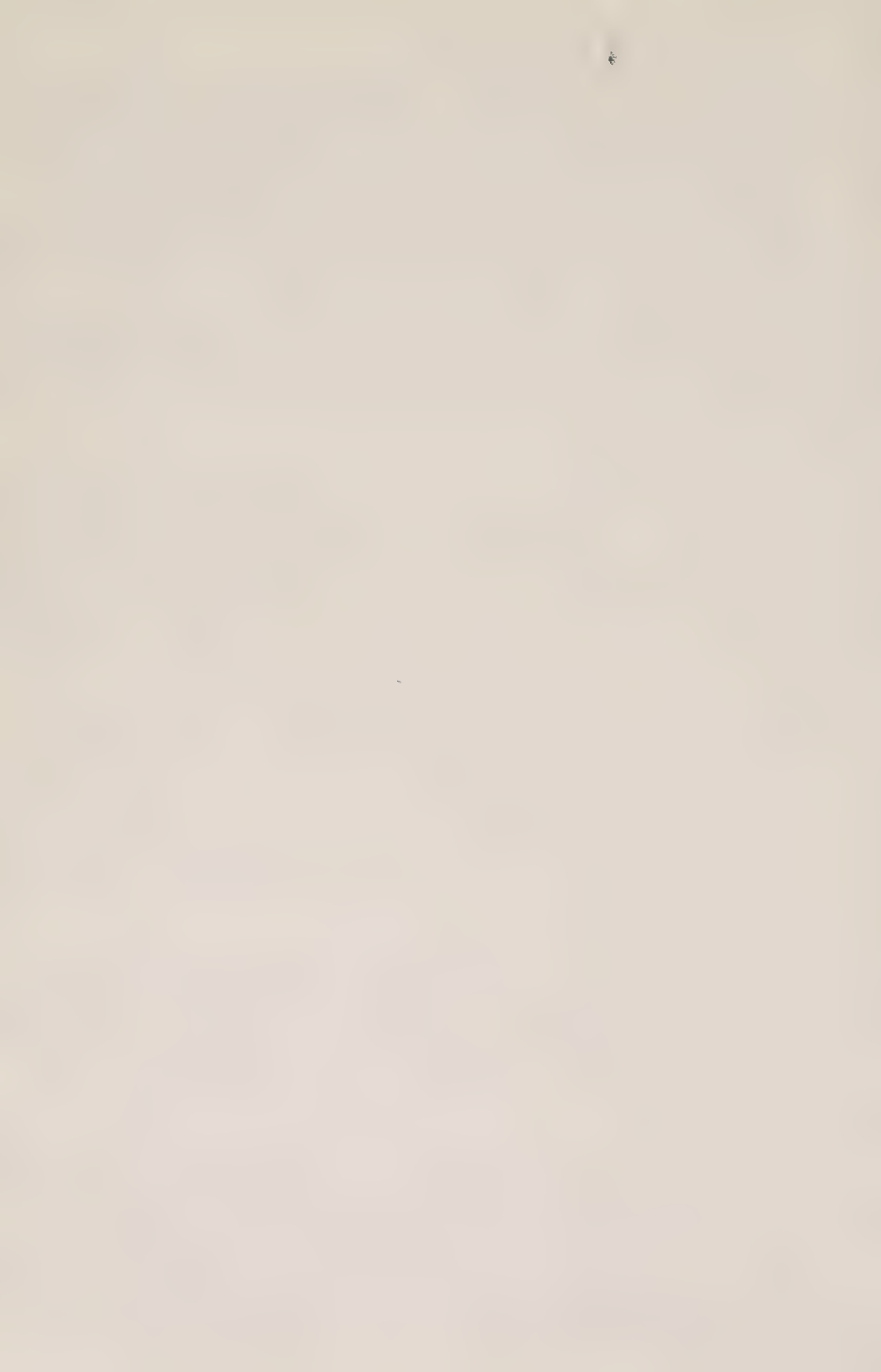
4.1 Allgemeine Prinzipien

Prinzipiell sind zwei Meßverfahren zur Richtungsanalyse möglich: Die sogenannte Simultanpeilung - die in jedem Moment Informationen über die Richtung liefert - und die Sukzessivpeilung, bei der die Information zeitlich nacheinander entsteht und die Schallrichtung durch aufeinanderfolgendes Ausrichten auf das Differenzminimum ermittelt wird. Außerdem besteht die Möglichkeit, daß der Grasfrosch als amphibisch lebender Organismus das verwendete Meßverfahren noch an die verschiedenen Übertragungsmedien - Wasser und Luft - anpaßt.

Generell können Schalldruck- oder Schnelldifferenzen, Laufzeitunterschiede und Phasenverschiebungen zwischen zwei Empfangssystemen Informationen über den Schalleinfallswinkel liefern (Schwartzkopff 1962). Voraussetzung dafür ist ein sogenannter "Zweistandspeiler" - ein System von zwei Empfängern, die im Vergleich zur Wellenlänge in nicht zu kleinem Abstand angeordnet sind. Bei höheren Wirbeltieren kann die effektive Breite noch durch zusätzliche Strukturen (Ohrmuscheln) vergrößert werden.

Im Gegensatz dazu besitzen "Einstandspeiler" Abmessungen, die klein im Vergleich zu den empfangenen Wellenlängen sind. Anstelle von Schnelldifferenzen wird z.B. bei der Stechmücke die Schallschnelle selbst gemessen, deren Vektor im allgemeinen auf der Verbindungslinie zwischen Schallquelle und Meßort liegt (Schief 1972).

Weitere Möglichkeiten ergeben sich aus der Ausnutzung unterschiedlicher Richtwirkungen von Empfängern, die zu einem Einstandspeiler vereinigt sind (Meyer-Neumann 1967, Schief 1972), oder auch aus der richtungsabhängigen Frequenzselektivität eines Empfängers (Batteau 1968, Wiener 1947, Harris 1964, Coleman 1968, Blaubert 1969, Hebrank, Wright 1974). Allerdings setzen diese Verfahren voraus, daß dem Empfänger das abgestrahlte Signal nicht gänzlich unbekannt ist.



4.2 Physikalische Verhältnisse beim Grasfrosch

Die Bestimmung der Schallrichtung in Luft erscheint beim Grasfrosch insofern problematisch, als die gegebenen Größen von Trommelfell und deren Abstand, sowie die Abmessungen der anatomischen Verbindung zwischen den beiden Ohren, die für die Richtungsbestimmung wesentlichen physikalischen Parameter ungünstig beeinflussen oder deren Auswertbarkeit in Frage stellen.

4.2.1 Die interaurale Zeitverzögerung für Luftschall

Um einen Überblick über die auftretenden Zeitverzögerungen bei seitlichem Schalleinfall am Froschkopf zu erhalten, wurde der mittlere Wert der Basisbreite (Abstand der beiden Trommelfelle) von 22 mm zugrunde gelegt und die zu erwartenden Zeitverzögerungen zwischen dem Eintreffen eines Schallereignisses an beiden Ohren in Abhängigkeit vom Einfallswinkel errechnet. Dabei wurde davon ausgegangen, daß eine Beeinflussung durch "Umwege" um den Kopf herum bei den gegebenen Größenverhältnissen keinen wesentlichen Einfluß hat (Zwislocki 1953). Die Schrägstellung der Trommelfelle nach frontal und dorsal (um etwa 30°) wurde vernachlässigt. Die Zeitverzögerung ist in Abb. 32 als Funktion des Einfallswinkels θ dargestellt.

Die maximale Verzögerungszeit für seitlichen Schalleinfall ($\theta = 90^\circ$) beträgt hier etwa $65 \mu\text{sec.}$, bei $\theta = 30^\circ$ (Schalleinfall schräg von vorn) nur noch die Hälfte.

In direktem Zusammenhang mit der Laufzeit ergibt sich eine Phasenverschiebung des Signals an den Empfängern. In Abb. 33 sind die Phasenwinkel gegen Schallfrequenz und Einfallswinkel aufgetragen. Für die beim Grasfroschlaut herausragenden Frequenzanteile (um 0,4 und 1 KHz nach Schneider 1973) ergeben sich Phasendifferenzen bis maximal $\varphi = 22^\circ$.

Außerdem ergibt sich für den Frosch in der realen Umwelt keine Möglichkeit, Phasenunterschiede auszuwerten, da diese für die geräuschhaften Tonimpulse nicht definierbar sind.

Deshalb sind im weiteren Verlauf dieser Arbeit Einflüsse der Signalphase nicht weiter untersucht worden.

4.2.2 Die Wasseroberfläche als Übertragungsmedium

Bei Fröschen ist häufig zu beobachten, daß sie "an der Wasseroberfläche hängen". In dieser Haltung befinden sich Nasenöffnungen, Augen und der dorsale Teil des

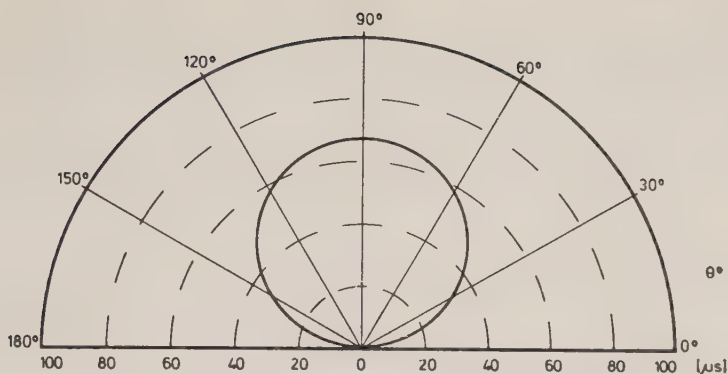


Abb. 32: Interaurale Laufzeiten für Luftschall, in Abhängigkeit vom Einfallswinkel dargestellt. Eine Basisbreite von 22 mm ist für die Berechnung zugrunde gelegt worden.

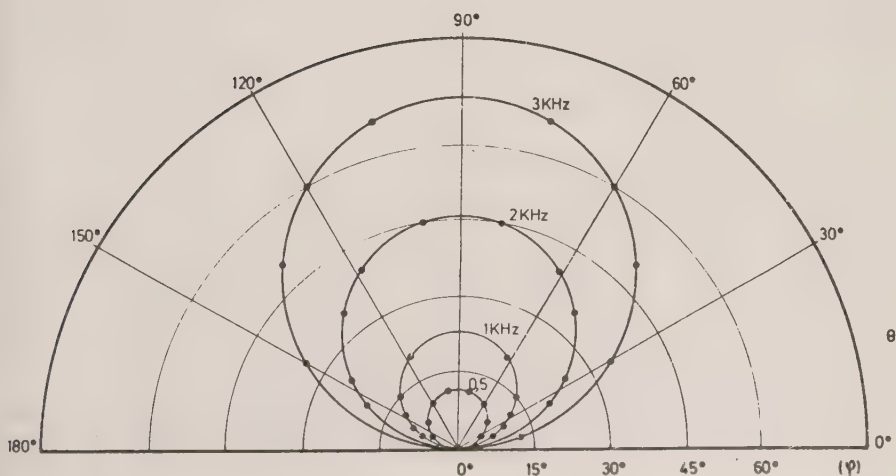


Abb. 33: Darstellung der Abhängigkeit des Phasenwinkels für Luftschall vom Einfallswinkel (Basisbreite 22 mm) für die Frequenzen 0,5, 1, 2 und 3 KHz. (Einfallswinkel θ , Phasenwinkel ψ).

Trommelfells über der Wasseroberfläche. Der ventrale Trommelfellteil ist in das Wasser eingetaucht, so daß sich die Grenze Wasser - Luft quer über das Trommelfell erstreckt. Die Bedämpfung der Empfangsfläche durch das Wasser setzt die Empfindlichkeit für Luftschall zumindest stark herab, andererseits müßten die durch Wasseroberflächenwellen (im folgenden WOW) auf das Trommelfell übertragenen Druckschwankungen wahrnehmbar sein.

Von Bombina ist bekannt, daß während der Rufaktivität neben Luftschall auch WOW vom Tier ausgehen, wenn es mit aufgeblasenen Lungen auf dem Wasser schwimmt; dabei sind deutlich vom Tier ausgehende elliptische Wellen und deren Interferenzen auf der Wasseroberfläche zu beobachten.

Wie Görner (1973) berichtet, führen 5 mm unter der Wasseroberfläche befindliche Krallenfrösche gerichtete Bewegungen auf den Ursprungsort von konzentrischen Oberflächenwellen aus. Diese Reaktionen bleiben nach Ausschaltung des Lateralisystems erhalten. Da Oberflächenwellen auch Druckschwankungen im Wasser hervorrufen, wurde die Beteiligung des stato-akustischen Organs an der Perception vermutet und durch einseitige Ausschaltung überprüft. Görner fand eindeutig richtige Antworten bei Reizung auf der intakten Seite, bei Reizung der operierten Seite waren falsche und richtige Antworten gleich häufig. Wenn man den Abfall der Druckamplitude mit zunehmender Wassertiefe (siehe Anhang) berücksichtigt, ergeben sich für Rana temporaria direkt an der Wasseroberfläche wesentlich bessere Perceptionsbedingungen, insbesondere wegen des bei dieser Art funktionsfähigen Trommelfells, als für Xenopus unter Wasser.

Aus dem physikalischen Verhalten von WOW ergeben sich jedoch Anhaltspunkte, die eine solche Nachrichtenübermittlung in Frage stellen.

1. Aus der umfangreichen Verhaltensliteratur (Bogert, Blair) ist bekannt, daß für die inner- und zwischenartliche Kommunikation die im Ruf enthaltenen Frequenzen und die Rufdauer entscheidende Parameter sind.

Wegen der bei WOW auftretenden Dispersion und Gruppenbildung (siehe Anhang) "zerfließen" die relativ breitbandigen Rufe jedoch und verlieren ihren Frequenz-Informationsgehalt.

2. Die in den Rufen enthaltenen Frequenzen erzeugen WOW vom Typ der Kapillarwellen; diese unterliegen einer starken, frequenzabhängigen Dämpfung und haben dementsprechend eine äußerst geringe Reichweite (etwa eine Körperlänge).

Wieghardt (1943) gibt Rechenverfahren zur Bestimmung der Dämpfung von Kapillarwellen an. Er definiert eine Halbwertszeit $t^* = \frac{\ln 2}{\beta}$

mit β als Dämpfungsfaktor (proportional zur kinematischen Zähigkeit der Wasseroberfläche und der Wellenzahl $K = \frac{2\pi}{\lambda}$). Nach Angaben von Wieghardt umgerechnete Werte stellt Abb. 34 dar.

Da für dieses Problem die Dämpfung als Funktion der zurückgelegten Entfernung mögliche Reichweiten deutlicher werden läßt, sind die Halbwertszeiten in entsprechende Halbwertsstrecken s^* umgerechnet worden und in Abb. 35 zusammen mit experimentell gewonnenen Werten von Rudolph (1969) und Markl und Wiese (1969) dargestellt. Für steigende Frequenzen nimmt die Halbwertsstrecke s^* sehr schnell ab.

Die von Rudolph und Markl und Wiese übernommenen und umgerechneten Werte differieren nach tiefen Frequenzen hin zunehmend von den theoretischen Werten; der extrapolierte Verlauf zeigt hingegen deutlich, daß nach höheren Frequenzen Übereinstimmung zu erwarten ist. Dieses Verhalten läßt sich dadurch erklären, daß bei WOW im Frequenzbereich von 13 bis etwa 100 Hz deutliche Anteile vom Gravitationstyp enthalten sind (Anhang).

Vom ursprünglichen Frequenzspektrum werden also die hohen Frequenzen relativ schnell weggedämpft (Halbwertsstrecke $s^*_{\text{theor.}}$ für 1 KHz ist 3 mm, für 2 KHz ca. 2 mm) die tieffrequenteren Wellen legen wesentlich größere Entfernungen zurück, bis vergleichbare Amplitudenminderung erfolgt ($s^*_{\text{exp.}}$ für 100 Hz um 2, für 50 Hz zwischen 2 und 3,5 cm).

Auch bei Wasserwellen stellen Laufzeitdifferenzen eine Information über die Einfallrichtung dar. Allerdings ergeben sich aus der frequenzabhängigen Ausbreitungsgeschwindigkeit komplexere Verhältnisse als bei Luftschall. Die in Abb. 36 dargestellten, für reale Oberflächenwellen errechneten Werte (unter Verwendung von Werten für c aus Abb. A2 und der Basisbreite $a = 22$ mm) unterscheiden sich in der Größenordnung sehr stark von den Werten für Luftschall.

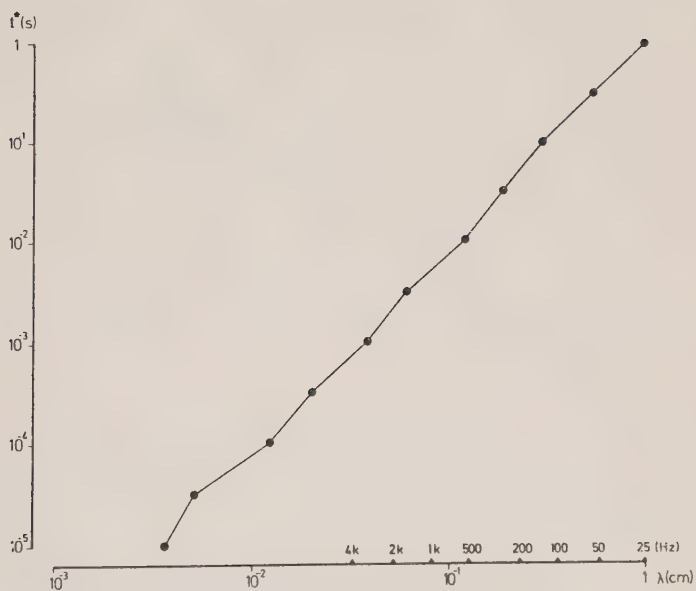


Abb. 34: Die Dämpfung von Kapillarwellen, angegeben als Halbwertszeiten t^* . Nach Angaben von Wieghard (1943) umgerechnete Werte. Zur besseren Übersicht sind die entsprechenden Frequenzwerte auf der Abszisse angegeben.

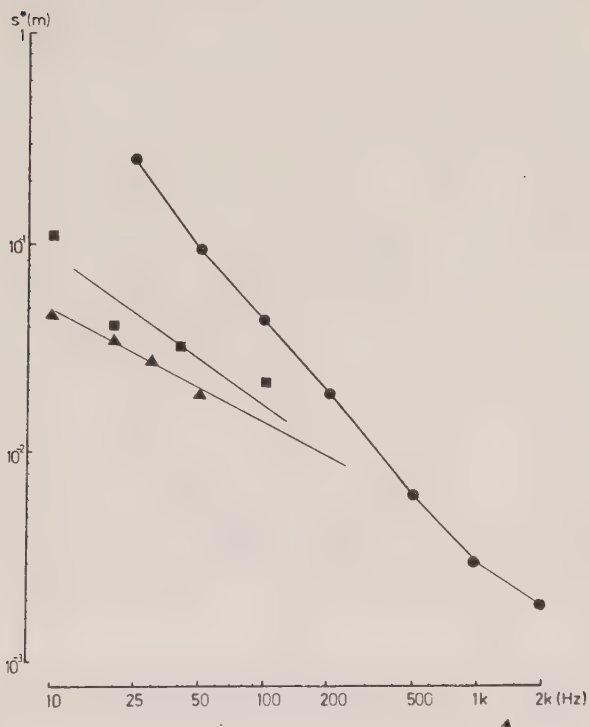


Abb. 35: Dämpfungsverlauf von Oberflächenwellen in Halbwertsstrecken S^* (m) ● = Theoretische Werte nach Wieghardt für Kapillarwellen

- = experimentelle Werte von Markl und Wiese
- ▲ = experimentelle, von Rudolph übernommene Werte.

Der eingezeichnete interpolierte Verlauf für die experimentell gewonnenen Werte läßt den Einfluß der Gravitation auf die Dämpfung erkennen. Bei Wellen im Frequenzbereich um 500 Hz mit reinem Kapillaritätseinfluß werden sich die Kurven treffen.

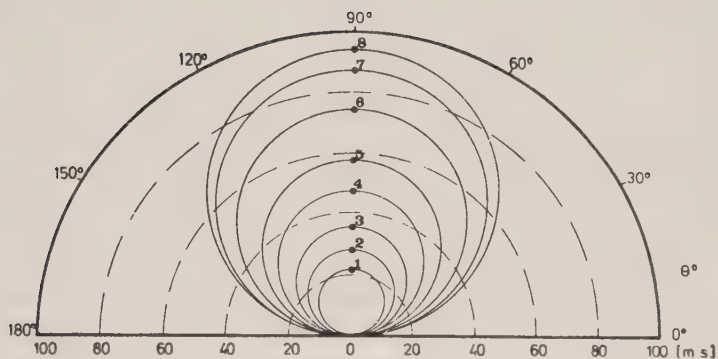


Abb. 36: Laufzeiten für Wasseroberflächenwellen, wie sie sich zwischen beiden Ohren des Frosches bei einer Basisbreite von 22 mm ergeben. Die Laufzeiten wurden für verschiedene Einfallswinkel und Frequenzen errechnet. (1 = 2 KHz; 2 = 1 KHz; 3 = 500 Hz; 4 = 200 Hz; 5 = 100 Hz; 6 = 50 Hz; 7 = 25 Hz; 8 = 13,4 Hz; θ = Einfallswinkel). Beachte die gegenüber der Darstellung für Luft (Abb. 32) 1000-fache Maßstabsänderung.

Auf die Phasengänge bei Wasseroberflächenwellen wird hier nicht näher eingegangen, da sie auf Grund der Dispersion nicht konstant bleiben.

4.3 Andere Verfahren

Andere Möglichkeiten zur Schallrichtungsbestimmung bieten sich durch Vereinigung unterschiedlicher Richtwirkungen in einem Einstandspeiler, wie sie zum Beispiel durch Auswertung von Schalldruck und Schallschnelle oder auch Schallstärke möglich sind.

Bei der Schalldruckmessung muß generell davon ausgegangen werden, daß die Membranauslenkung proportional zum Schalldruck erfolgt. Auf die Verhältnisse beim Grasfrosch übertragen würde das bedeuten, daß sich das Trommelfell und die daran anschließende Paukenhöhle wie ein "Wien'sches Membranmanometer" verhalten; d.h. wenn die Membran (hier Trommelfell) einen relativ zur Membrangröße kleinen Raum (hier Paukenhöhle) abschließt. Eine Beeinflussung der Membran durch Schall von der Rückseite her muß also ausgeschlossen sein (Meyer-Neumann 1967). Unter den geforderten Voraussetzungen ergibt sich für das Empfangssystem ein kreisförmiges Richtdiagramm für Schalldruck.

Völlig anders stellen sich die Verhältnisse dar, wenn beide Seiten der Membran Schalleinwirkungen ausgesetzt sind. Nach Olson (1947) (zitiert nach Beranek 1965) ist die Empfindlichkeit einer frei eingespannten Membran für Druckdifferenzen Δp zwischen den beiden Membranseiten abhängig vom Einfallswinkel. Bei senkrechtem Schalleinfall ($\theta = 90^\circ$) ist die Auslenkung maximal, bei streifendem Einfall ($\theta = 0^\circ$) gleich Null. Nach Olson wird Δp hinreichend beschrieben mit $\Delta p = K \omega \sin \theta$, wobei K als konstant vorausgesetzt wird. Damit wird Δp proportional zu $\sin \theta$. Wenn die Bewegung der Membran nur durch ihre Massenreaktanz ωm bestimmt wird, ergibt sich für die Schnelle der Membran aus

$$\frac{\Delta p F}{\omega m} = k' \sin \theta$$

(mit F = Membranfläche,
 ω = Kreisfrequenz
und m = Masse)

Damit ergibt sich ein von der Frequenz unabhängiges ∞ -förmiges Richtdiagramm.

Da das Trommelfell der Anuren noch von Schleimhaut überkleidet ist und die Columella in Relation zur Trommelfellgröße recht massiv erscheint, kann der überwiegende Einfluß der Massenreaktanz des schwingfähigen Systems als gegeben angenommen werden.

Bei den hier betrachteten Verhältnissen beim Grasfrosch ergibt sich keine ungestörte Beeinflussbarkeit des Trommelfells von der Rückseite her, d.h. es ist auch theoretisch kein Ideals ∞ -Diagramm zu erwarten, sondern eine mehr oder weniger symmetrische Hantelform.

Ähnliche, aber symmetrische Richtwirkungen ergeben sich, wenn man die die Trommelfellfläche durchsetzende Schallstärke betrachtet. Da die wirksame Fläche sich bei verschiedenen Einfallswinkeln θ auch mit dem Faktor $\cos \theta$ reduziert, erhält man für je ein Trommelfell im Idealfall ein halbes ∞ -Diagramm (Abb. 37), das jedoch in einem Winkel von etwa 8° gegen die Körperlängsachse nach vorne (und oben) geneigt ist; für beide Ohren zusammen ergibt sich auch hier angenähert ein Achterrichtdiagramm.

Ähnliche Richtwirkungen ergeben sich bei Ausnutzung der reinen Schallschnelle. Der Schnellevektor liegt (im Gegensatz zum Schalldruck) immer auf der Verbindungslinie von Schallquelle und Empfänger.

Die Voraussetzungen für gerichteten Schallschnellempfang sind bei glattem Trommelfell gegeben, sofern vorverarbeitende (abschattende) Vorrichtungen fehlen. Nach Olson (1974) ist Schallschnellempfang auch mit zwei Schalldruck-empfängern möglich, deren Ausgangsgrößen gegeneinander verrechnet werden. Voraussetzung dafür ist ein gegen die empfangene Schallwellenlänge kleiner Abstand der Schalldruckempfänger (siehe auch Meyer-Neumann, 1967).

Aus den bei Fröschen realisierten Empfangsbedingungen mit direkt an der Körperoberfläche befindlichen (kein äußerer Gehörgang) glatten Trommelfellen läßt sich also unter Berücksichtigung der rein physikalischen Verhältnisse auf die Möglichkeit, (frequenzabhängige) Richtwirkungen zu realisieren, schließen.

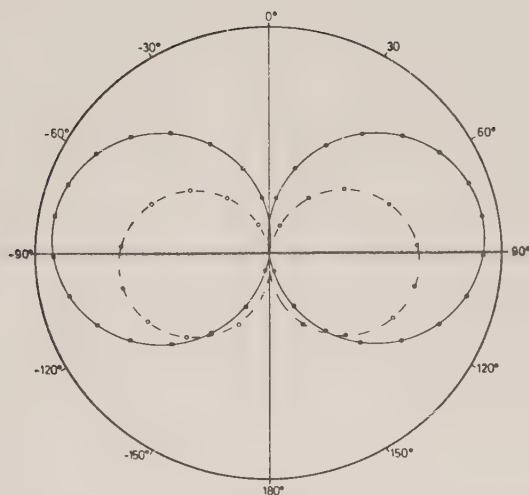


Abb. 37: Richtungsdiagramm, wie es sich aus dem Verlauf der durch die Trommelfellfläche aufnehmbaren Schallstärke I in Abhängigkeit vom Einfallswinkel ergibt. Hier ist die von der Körperachse abweichende Winkelage der Trommelfelle berücksichtigt. Der von der Gegenseite her wirksame Betrag ist jeweils gestrichelt unter Berücksichtigung der interauralen Dämpfung dargestellt.

5. Diskussion

Die Auflösung von interauralen Zeitdifferenzen, wie sie hier an Ableitungen von Einzelzellen und Evoked Potentials im Mittelhirn gezeigt werden konnten, erreicht optimale Werte von 0,1 bis 0,2 ms; das ist mehr als das doppelte der bei seitlichem Schalleinfall möglichen Maximallaufzeit (für Luftschall), mit anderen Worten: Solche Zeitdifferenzen beinhalten für den Frosch keine Information über die Richtung einer Schallquelle. Für eine Informationsübertragung mittels Wasseroberflächenwellen würde zwar eine sehr gute Richtungsauflösung erreicht, diese Möglichkeit muß aber nach den in 4.2.2 gemachten Ausführungen (Dispersion, Dämpfung) ausgeschlossen werden. Für die Interpretation dieser Ergebnisse müssen jedoch auch die möglichen Einflüsse der bei der Untersuchung verwandten Methodik, unter anderem die des Narkotikums berücksichtigt werden. Über die Beeinflußbarkeit der neuronalen Aktivität durch Narkotika bestehen sehr unterschiedliche, z.T. widersprüchliche Auffassungen, jedoch scheint generell gesichert (Gurin 1969, Späth 1976 in Vorbereitung), daß die Spontanaktivität, Hemm- und Habitationsvorgänge nachhaltig beeinflußt werden (Webster und Aitkin 1971; Evans und Nelson 1973).

Bei den eigenen Untersuchungen wurde das allgemein als Kaltblüternarkotikum empfohlene Urethan verwendet; nachdem in Vorversuchen Barbiturate (Evipan-Na, Somnifen) keine Anhaltspunkte für bessere Ableitbedingungen ergaben, wurde wegen der bequemen Applikation (im Sitzbad, ohne Injektion) und der guten Steuerbarkeit Urethan gewählt.

Im Vergleich zu den Angaben von Potter (1965) wurden erhöhte Ansprechschwellen gefunden, was aber nicht in ursächlichen Zusammenhang mit der Narkose gebracht werden muß, da Ochsenfrösche über wesentlich größere Trömmelfelle verfügen und damit dem schwingenden Übertragungsmedium Luft mehr Energie entziehen können. Ob möglicherweise die neuronale Verarbeitung binauraler Parameter besonders beeinflußt wird, muß offen bleiben.

Nach jüngsten Ergebnissen von Feng et al. (1975) und Capranica und Moffat (1975) kann jedoch kein Zweifel darüber bestehen, daß Urethan und Barbiturate die Aktivitäten im Hörnerven beeinflussen, speziell bei mittel- und tieffrequenten Elementen. Bei manchen Arten wurde die Ansprechempfindlichkeit so weitgehend herabgesetzt, daß kaum noch Aktivitäten ableitbar waren.

Da aber während der eigenen Versuche die Narkosetiefe (bis zum postnarkotischen Nachschlaf) abklang, muß davon ausgegangen werden, daß außer der Narkose bzw. Narkosetiefe auch noch andere Einflüsse in Betracht zu ziehen sind.

Ein System mit unbekannten Verarbeitungsprinzipien läßt sich am Besten mit genau definierten Parametern untersuchen. Dabei muß allerdings vorausgesetzt werden, daß das untersuchte System in der Lage ist, diese immerhin von den natürlicherweise vorliegenden Parameterverknüpfungen abweichenden Eingangsgrößen zu abstrahieren. Eine Aussage in dieser Hinsicht ermöglichen aber wiederum erst die Versuchsergebnisse. Mudry und Capranica (1976) haben kürzlich mitgeteilt, daß eine akustische Aktivierung mit Thalamus von Fröschen möglich ist, maximale Reaktionen (Evoked Potentials) ergaben sich für kombinierte, den Naturlauten ähnliche Reize (z.B. Töne von 200, 800 und 1400 Hz). Das würde bedeuten, daß das Froschgehirn (zumindest im Mesencephalon und im Thalamus) in seiner Verarbeitungsweise eng an die Naturlaute gebunden ist.

Folglich müßte die für das Telencephalon gemachte Aussage (S.1.1) auf "reine Sinusschwingungen" eingeengt werden.

Wesentliche Einflüsse auf Untersuchungsergebnisse müssen dem Indikator, hier also in weitaus der Mehrzahl der Fälle Evoked Potentials, zugeordnet werden. Wenn hier gewissermaßen erwartete Ergebnisse nicht angezeigt werden, so kann das unter den vorliegenden Verhältnissen im Wesentlichen zwei Ursachen haben:

- Die erwartete Reaktion ist nicht vorhanden.
- Sie ist zwar vorhanden, aber nicht meßbar, weil von anderen Vorgängen überdeckt.

Wenn man davon ausgeht, daß neuronale Verrechnungsvorgänge in der Regel eine Vielzahl von Eingangsvariablen zu einer Ausgangsgröße verknüpfen und dazu die Ableiteigenschaften, die zu Evoked Potentials führen, in Rechnung stellt, so wird deutlich, daß eine Verdeckung der Ausgangsgröße aufgrund der räumlichen und zeitlichen Summierungseffekte der Ableitung eigentlich erwartet werden muß; d.h. in diesem Fall wäre eine Ausgangsgröße nicht feststellbar und demzufolge eine exakte Aussage pro oder contra nicht möglich. Andererseits ist die Untersuchung von neurophysiologischen Prozessen mittels Evoked Potentials eine weitverbreitete Arbeitsmethode (klinische Enzephalographie u.a.).

Bei der Beurteilung der möglichen Lokalisationsleistungen auf Grund der hier vorgestellten Ergebnisse muß man sich vergegenwärtigen, daß die gängigen Vorstellungen zur Richtungsbestimmung im Wesentlichen auf am Menschen gewonnenen Erkenntnissen beruhen (v. Hornbostel und Wertheimer 1920, v. Békésy 1938, 1941, Mills 1958, 1960, Zwislocki und Feldmann 1956, Levitt und Lundry 1966, Blaubert 1969, Babkoff et al. 1973, Thurlow und Jack 1973, Hafter et al. 1973, Wright et al. 1974, Hebrank und Wright 1974a, b). Die Ergebnisse dieses umfangreichen Untersuchungsmaterials haben sich in der mathematischen Behandlung von Modellen zur Richtungsbestimmung und Lokalisation niederschlagen (Hirsch 1968, Coleman 1968, Holt und Thurlow 1969, Molino 1973, Lambert 1974). Weniger häufig untersucht wurden Wirbeltiere allgemein (Schwartzkopff 1952, 1962, 1967, Autrum 1942, Deatherage 1966, Grinnell 1969). Sowohl bei diesen als auch bei Insekten hat die akustische Kommunikation wichtige Bedeutung bei der innerartlichen Korrespondenz und beim Beutefang (Autrum 1936, 1941, 1942, Autrum et al. 1961, Schwartzkopff 1962, Erulcar 1972). Bei niederen Wirbeltieren und Insekten gelten zwar ganz allgemein die gleichen Prinzipien, allerdings mit anderer Rangfolge; u. a. hat die Perception der Schallschnelle bei Insekten herausragende Bedeutung (Autrum 1941, Autrum et al. 1941, Autrum 1963 und Schwartzkopff 1962).

Daß Frösche generell zur Lokalisation fähig sind, zeigen die Untersuchungen von Maynard (1934), Blair (1943), Jungfer (1951), Heusser (1960), Ferguson und Landreth (1966), Landreth und Ferguson (1968) zum Heimfindevermögen zu heimatlichen Brutgewässern. Daß dabei im Nahbereich akustische Vorgänge beteiligt sind, zeigen die Untersuchungen von Martoff und Thompson (1958), Blair (1958), Gerhardt (1974) und Feng et al. (1976). Welche akustischen Parameter dabei ausgenutzt werden, ist bislang nicht hinreichend geklärt. In der vorliegenden Untersuchung erbrachte Ergebnisse lassen eine Orientierung auf der Basis von Intensitätsdifferenzen unwahrscheinlich erscheinen.

Die Verarbeitung von Laufzeiteffekten bis zu $\Delta t = 100 \mu s$ ist für eine Richtungsbestimmung in bezug auf die Auflösung unzureichend und eine weitere Verbesserung nach dem Prinzip Time-Intensity-Trading (Worden et al. 1966, Domnitz 1973, Babkoff et al. 1973) müßte schon in medullären Zentren stattgefunden haben. Hinzu kommt, daß die Zeitempfindlichkeit der meisten Ableitungen wie z. B. bei EP 81 (Abb. 21) ein Pendant in der Zeitauflösung rein monaural applizierter Zeitdifferenzen hat (EP 90 in Abb. 38). Beide zeigen dasselbe additive Verarbeitungsprinzip und bei beiden passen die Rufparameter (nach Schneider 1973: Impulsdauer 18 - 24 ms, Intervall 15 - 38 ms) sehr gut zur Zeitauflösung, so daß eine Funktion bei der Lautmusteranalyse wahrscheinlicher ist.

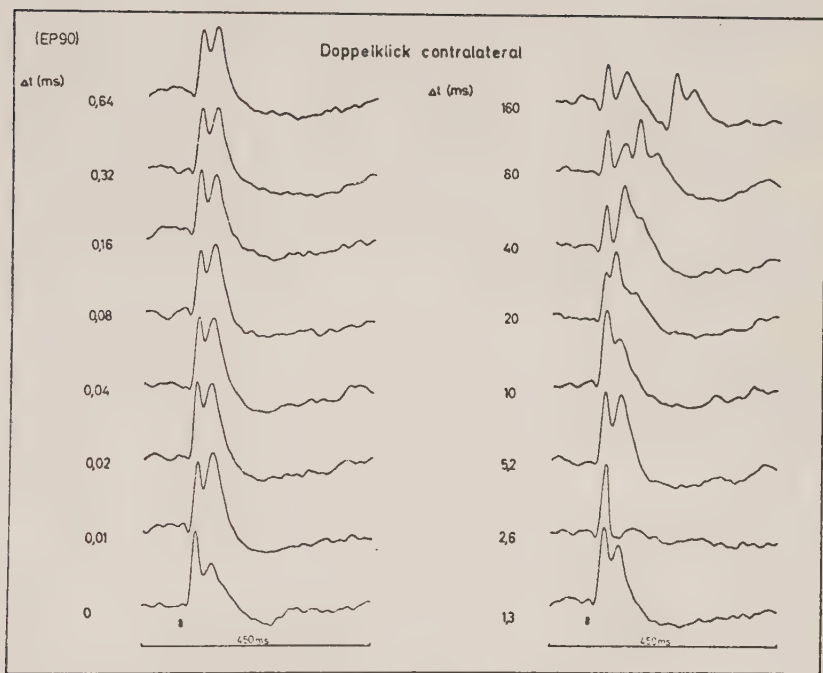


Abb. 38: Evoked Potential mit Reaktion auf monaurale contralaterale Klickreize. Der Bereich deutlicher Reaktion (ab $\Delta t = 10$ ms) fällt mit zeitlichen Lautparametern zusammen und weist auf eine Funktion bei der Lautmusteranalyse hin. Die Potentialform bei $\Delta t = 2,6$ ms ist als Artefakt (Überlagerung der Klickreize im Reizstylus) aufzufassen.

Phasenunterschiede zwischen beiden Ohren ergeben keine eindeutigen Richtungsmerkmale; für die impulsförmigen, geräuschhaften und obertonreichen Laute von Fröschen sind überdies Phasenverhältnisse nicht definierbar (vergl. auch 4.2.1)

Als weiterer Parameter, der eine Richtungsdiskriminierung ermöglicht, wäre die spektrale Zusammensetzung der arteigenen Laute und deren richtungsabhängige Veränderung anzuführen. Voraussetzung ist die genaue Kenntnis des zu beurteilenden Signals, also in der Regel der arteigene Lautbestand. Nach den Erkenntnissen über innerartliche Kommunikation kann diese Voraussetzung als gegeben angesehen werden. Da den Fröschen schallvorverarbeitende Strukturen fehlen, müßten andere Mechanismen wirksam sein, die eine richtungsabhängige Frequenzselektivität ermöglichen. Ein Empfangssystem mit je 2 Empfängern ist prinzipiell in der Lage, eine Richtungsbestimmung durchzuführen, wenn Faktoren gegeben sind, die zu einer frequenzabhängigen Richtwirkung führen (z.B. frequenzabhängige, interaurale Dämpfung; siehe auch 3.4.1, 3.4.2 und 4.3). Ein derartiges System ist jedoch mit der in Verhaltensexperimenten von Capranica (1966) nachgewiesenen Funktion als "mating-call-detector" nicht verträglich, scheidet also aus.

Alle bisher besprochenen Verfahren lassen sich von den umfangreichen Kenntnissen über die Gegebenheiten beim Menschen und höheren Wirbeltieren ableiten. Wenn man davon ausgeht, daß beim Frosch wesentlich primitivere Verhältnisse vorliegen, so ergeben sich zwei Folgerungen:

- ein primitives Gehirn verfügt nicht über so komplexe Verrechnungsfähigkeiten, wie sie von höheren Wirbeltieren bekannt sind (Anfang der Landvertebratenentwicklung)
- alle Verrechnungsvorgänge sollten deshalb schon möglichst an der Peripherie erfolgen.

Schwartzkopff (1962) stellt die anatomischen Verhältnisse von Tympanalorganen in funktionellen Zusammenhang mit den Verhältnissen beim Frosch (2 Trommelfelle, geringer Abstand, gegenseitige innere Luftkopplung) und schlägt eine Arbeitsweise als Druckgradientenempfänger vor; nachteilig ist hierbei die nicht eindeutige Richtungsbestimmung.

Hier soll ein anderes Verfahren diskutiert werden, das auf ähnlicher Basis, jedoch mit mindestens 2 Richtkennlinien arbeitet.

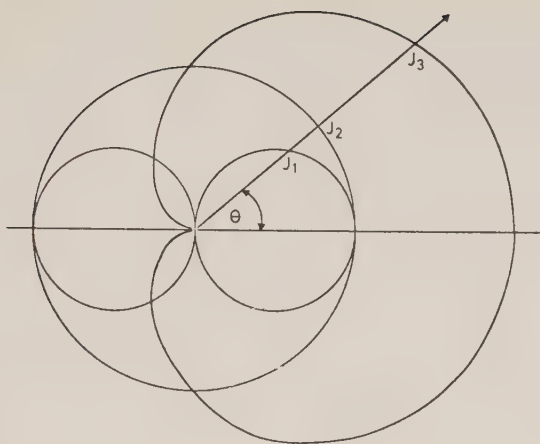


Abb. 39: Richtungsbestimmung mit zwei Kennliniensystemen. Jede Schalleinfallrichtung im Winkel θ hat für Empfänger mit unterschiedlichen Richtcharakteristiken verschiedene Ausgangsgrößen J_1 , J_2 oder J_3 zur Folge, d.h. anhand der Kombination von zwei oder 3 Werten J ist eindeutig die Schalleinfallrichtung festgelegt. Nähere Erklärung im Text.

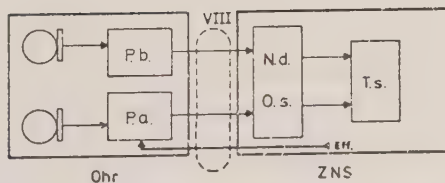


Abb. 40: Von den physiologischen und anatomischen Verhältnissen beim Frosch abgeleitetes Denkmodell der Verschaltung des neuronalen Substrats entsprechend dem diskutierten Empfängermodell mit verschiedenen Kennlinien.

Nach Meyer und Neumann (1967) arbeiten über einen gemeinsamen Hohlraum gekoppelte Druckgradientenempfänger (Mikrophone) gleichzeitig als Schalldruck- und Schalldruckgradientenempfänger. Bei gleicher Empfindlichkeit für beide Schallfeldgrößen resultiert eine Cardioid- oder Nierenform als Richtungscharakteristik, die aufgrund ihrer Rotationsasymmetrie beide eine Richtungsbestimmung zulassen. Wenn beide Signale gleichphasig verarbeitet werden, resultiert eine Kugelcharakteristik, wenn eine gegenphasige Verrechnung stattfindet, ergibt sich eine ∞ -Charakteristik; in beiden Fällen hängt das Verarbeitungsprinzip also nicht primär von den Parametern des einfallenden Schalles ab, sondern die unterschiedliche Verrechnung gegeneinander ergibt unterschiedliche Richtwirkungen (Abb. 39).

Olson (1974) beschreibt auf ähnlicher Basis arbeitende Schalldruckgradientenempfänger ohne gegenseitige innere Luftkoppelung, die aus zwei reinen Druckempfängern aufgebaut sind. Voraussetzung für ein Verfahren dieser Art ist die völlig getrennte Verarbeitung beider Kanäle.

Frösche verfügen als einzige Landwirbeltiere über zwei rein akustische Papillensysteme, deren Signale getrennt die neuronalen Verrechnungsinstanzen durchlaufen und erst im Mesencephalon gegeneinander verrechnet werden. Weiterhin weist der Verbindungsraum zwischen beiden Empfangssystemen (siehe 2.9) einen Dämpfungsverlauf auf, der mit den Empfangsfrequenzen so korrespondiert, daß die zwei Frequenzbänder, die den Papillen zugeordnet werden können, über unterschiedliche Übersprechdämpfungswerte verfügen; das unterstützt die Ausbildung von unterschiedlichen Richtwirkungen zusätzlich. Jedem Schallempfänger sind als Perceptionsorgane zwei Papillen zugeordnet, die funktionell und anatomisch wesentliche Unterschiede aufweisen und denen verschiedene Frequenzbereiche zugeordnet werden können (Frishkopf und Goldstein 1963, Sachs 1964, Frishkopf und Geisler 1966, Liff und Goldstein 1969, Moffat und Capranica 1974, Capranica und Moffat 1974).

Damit sind die Voraussetzungen für ein Empfangssystem mit differenzierenden Kennlinien als Einstandsweiler für den Frosch gegeben. Die separierte Signalführung in zwei Kanälen erlaubt eine willkürliche Verrechnung in höheren Hirnarealen, so daß die in Abb. 39 dargestellten Kennlinien herstellbar sind. Eine Zuordnung der Intensitäten I_1 , I_2 oder I_3 zu entsprechenden Schalleinfallrichtungen kann als Vergleich mit einer entsprechenden Matrix im neuronalen Verrechnungssystem erfolgen.

Damit ist auch gleichzeitig eine Erklärung der im Mesencephalon erfolgenden Aufgabe der Frequenzselektivität möglich, wenn die Convergenz als Ausdruck des Vergleichs der Richtdiagramme gewertet wird.

Dabei erhebt sich die Frage, inwieweit Funktionsanalysen anderer Autoren beeinträchtigt werden. Nach Lombard und Straughan (1973) bilden Tympanum, Columella und Papilla basilaris einen hochfrequenten, der Opercularkomplex und die Papilla amphibiorum einen niederfrequenten Übertragungskanal. Durch das Zusammenwirken beider Kanäle soll (beim Rufen) das Signal-Rausch-Verhältnis verbessert werden.

Capranica fand bei Verhaltensexperimenten, daß durch die getrennte Zuordnung von hoch- und tieffrequenten Lautanteilen eine Art "mating-call-detector"-gebildet wird.

Die oben geschilderten Funktionsanalysen sind einsichtig und schließen einander nicht aus, beleuchten aber nur ungenügend die Tatsache, daß die 3 Kanäle (hoch-, mittel- und tieffrequent) vom Ohr bis ins Mesencephalon getrennt geführt werden und erst dort, jedenfalls zum Teil convergieren (siehe auch 3.2.2). In der Medulla reagieren hochfrequente und tieffrequente Einheiten noch unterschiedlich auf contra- und ipsilaterale Reize mit Zeitverzögerung zwischen beiden Ohren (Feng und Capranica 1974), im Mesencephalon war im Rahmen dieser Arbeit dieser Unterschied nicht mehr festzustellen.

Jede dieser Funktionsanalysen setzt eine getrennte Verarbeitung der Informationskanäle voraus (Abb.40). Die unter 2.10 besprochene neuronale Richtungsverarbeitung läßt zwar die Aussage zu, daß unsymmetrische Kennlinien vorliegen, jedoch ergibt sich weder aus den Reaktionen von Einzelelementen, noch aus den Evoked Potentials (2.10) ein Hinweis auf die Art der Verrechnung der Frequenzkanäle. Lediglich die Ausbildung unterschiedlicher Schwellenkurven macht deutlich, daß im Mesencephalon Convergenz, zumindest teilweise erfolgt. Eine weitergehende Convergenz belegen Mudry und Capranica (1976) für thalamische, akustisch aktivierbare Neurone.

Das hier vorgestellte Empfängermodell entspricht einem Simultanpeiler, der mit einem Meßvorgang den Schallrichtungsvektor eindeutig bestimmen kann. Die Funktionsanalysen von Capranica (1966) und Lombard und Straughan (1973) sind beide mit dem hier vorgeschlagenen Einstandspeilersystem verträglich, keine Funktion wäre beeinträchtigt.

Feng, Gerhardt und Capranica (1975) haben an Laubfröschen Versuche zum Lokalisationsvermögen unter natürlichen und künstlich veränderten Bedingungen durchgeführt: Ein Trommelfell wurde mit Siliconkautschuk überzogen und in seinen Eigenschaften stark verändert. Die Folge war eine Desorientierung nach der Seite des veränderten Trommelfells hin und eine Kreisbewegung in diese Richtung. Feng et al. diskutieren als Ursache der Desorientierung in erster Linie eine Veränderung der Laufzeitdifferenzen auf Grund des geänderten Einschwingverhaltens eines Trommelfelles, andererseits weisen sie aber auch auf die veränderten Phasenrelationen und auf eine Verminderung der Empfindlichkeit um 20 dB und mehr hin. Bei der Interpretation dieses Versuches scheinen Zweifel angebracht: Es sind alle nur möglichen akustischen Parameter verändert worden, so daß eine klare Aussage zu Gunsten des einen oder anderen nicht möglich ist. Die Veränderung des Einschwingverhaltens ist zudem ein unter natürlichen Bedingungen kaum möglicher Effekt.

Mit den Elementen des hier eingeführten Modells kann man die Ergebnisse von Feng et al. (1976) wie folgt interpretieren: Durch die Veränderung der Gleichheit der Empfänger erfolgt eine Deformierung der Richtcharakteristik und damit eine Abweichung von der Vergleichsmatrix im "Gedächtnis". Da jedem möglichen Verhältnis der Intensitäten J_1, J_2 und J_3 (Abb. 39) zueinander eine Richtung zugeordnet werden kann, resultiert ein Richtungseindruck für das Tier und damit eine 'falsche' phonotaktische Reaktion.

Im Gegensatz zum Tympanalorgan (Autrum et al. 1961) sind hier nicht nur zwei verkoppelte Membransysteme vorhanden, sondern jedes verfügt über 2 akustische Endorgane und nach den elektrophysiologischen Untersuchungen auch über zwei getrennte Signalverarbeitungskanäle. Das bedeutet, daß das Verrechnungsprinzip, das bei den Tympanalorganen durch die morphologischen Gegebenheiten festliegt, hier beim Frosch vom nachgeschalteten neuronalen Verarbeitungssystem prinzipiell frei wählbar ist.

6. Zusammenfassung

Telencephalon und Ncl. isthmicus des Grasfrosches *Rana temporaria* werden zur weiteren Abgrenzung der Hörbahn untersucht. Es ergeben sich keine Anhaltspunkte für akustische Aktivitäten (unter Urethannarkose und bei Sinusreizung).

Im Mesencephalon des Grasfrosches werden akustische Informationen vorwiegend phasisch verarbeitet. Tonische Antworten treten nicht auf bzw. sind nur selten in Kombination mit phasischen Antwortelementen zu beobachten. Spontanaktivität tritt nur in wenigen Fällen auf. Habituationsvorgänge werden nicht beobachtet.

Die Frequenzanalyse erfolgt in Einheiten mit 3 verschiedenen Formen von Schwellenkurven

- a) schmalbandige V-förmige mit Q-Werten von 0,6 bis 6
- b) breitbandige W-förmige mit Q-Werten von 0,7 bis 6
(für beide Schenkel einzeln bestimmt)
- c) breitbandige, U-förmige mit Q-Werten von 0,04 bis 0,4.

Die W- bzw. U-förmigen Schwellenkurven werden als Ausdruck der Convergenz der hoch-, mittel- und tieffrequenten Hörnervenelemente gedeutet. Die aus den Schwellenkurven ermittelte neuronale Hörfläche entspricht gut dem Rufspektrum.

Topographische Zuordnungen (Tonotopie) bezüglich der verarbeiteten akustischen Parameter ergeben sich nicht.

Zeitempfindliche Neuronen und Feldpotentiale reagieren im Bereich von 0,1 bis zu einigen Millisekunden. Der Reaktionsbereich schließt Richtungsorientierung nach dem Laufzeitprinzip aus.

Im Mesencephalon werden mittels Evoked Potentials rotationsunsymmetrische Richtcharakteristika (Cardioid bzw. Nierenform) nachgewiesen.

Verfahren zur Richtungsbestimmung werden diskutiert und ein Modell vorgeschlagen, das auf der Basis von unterschiedlichen Kennlinien arbeitet, die anatomischen Verhältnisse befriedigend miteinbezieht und bereits bekannte Funktionsanalysen weiterhin ungestört zuläßt.

7. AnhangZur Physik von Wasseroberflächenwellen

Wasserwellen sind Oberflächenwellen, d.h. an die Grenze zweier Medien gebunden, während z.B. akustische Wellen Raumwellen sind. Je nach der rücktreibenden Kraft lassen sich Schwerewellen (Gravitationswellen) und Kapillarwellen unterscheiden. Die Zusammenhänge von Fortpflanzungsgeschwindigkeit c , Wellenlänge λ und Frequenz f bzw. Kreisfrequenz ω sind in Anlehnung an Budó (1969), Prandtl et al. (1969) und Sommerfeld (1964) im folgenden dargestellt; auf ausführliche Herleitung wird hier verzichtet.

Nach der theoretischen Hydrodynamik gilt für Schwerewellen bei kleinen Amplituden

$$c = \sqrt{\frac{g\lambda}{2\pi} \tanh \frac{2\pi h}{\lambda}} \quad (1)$$

mit Wassertiefe h , Erdbeschleunigung g

Dieser Ausdruck läßt sich vereinfachen, wenn die Wassertiefe entweder sehr groß oder sehr klein gegen die Wellenlänge angenommen wird. Für $h \gg \lambda$ kann der Wert von $\tanh \frac{2\pi h}{\lambda}$ gleich 1 gesetzt werden, für $h \ll \lambda$ wird er gleich $\frac{2\pi h}{\lambda}$

damit wird für tiefes Wasser

$$c = \sqrt{\frac{g\lambda}{2\pi}} \quad (2a)$$

und für seichtes Wasser

$$c = \sqrt{gh} \quad (2b)$$

Die Fortpflanzungsgeschwindigkeit hängt für hinreichend tiefes Wasser im Gegensatz zu seichtem Wasser von der Wellenlänge λ ab, es tritt also Dispersion auf; Gleichung (2b) stellt gleichzeitig den Grenzwert für die Fortpflanzungsgeschwindigkeit von Schwerewellen für sehr große λ dar.

Wenn beide Rückstellkräfte wirksam werden (Gravitation und Kapillarität) gilt statt (1)

$$c = \sqrt{\left[\frac{g\lambda}{2\pi} + \frac{2h\alpha}{\rho\lambda} \right] \tanh \frac{2\pi h}{\lambda}} \quad (3)$$

mit α = Kapillarkonstante, für Wasser 0,076 N/m

und ρ = Dichte, für Wasser 10^3 kg/m^3

für tiefes Wasser (siehe oben) gilt ($h \gg \lambda$)

$$c = \sqrt{\frac{g\lambda}{2\pi} + \frac{\sigma}{\rho\lambda}} \quad (4)$$

Diese Beziehung ist in Abb. (A.1) dargestellt.

Bei hinreichend langen Wellen ($\lambda \geq 10^{-1} \text{ m}$) wirkt nur die Gravitation

$$c_{\text{grav}} = \sqrt{\frac{g\lambda}{2\pi}} \quad (5)$$

bei kurzen Wellen ($\lambda \leq 3 \cdot 10^{-3} \text{ m}$) ist ausschließlich die Oberflächenspannung (Kapillarität) wirksam

$$c_{\text{kap}} = \sqrt{\frac{\sigma}{\rho\lambda}} \quad (6)$$

In dem dazwischen liegenden Bereich ($3 \cdot 10^{-1} \leq \lambda \leq 10^{-1} [\text{m}]$) addieren sich die beiden Komponenten quadratisch

$$c = \sqrt{c_{\text{grav}}^2 + c_{\text{kap}}^2} \quad (7)$$

d.h. für wachsende Wellenlängen klingt der Kapillaritätseinfluß schnell ab und der Gravitationseinfluß nimmt schnell zu. In diesen Bereich, wo also beide Rückstellkräfte kombiniert an der Wellenausbreitung beteiligt sind, liegt auch das Fortpflanzungsminimum, d.h. eine Grenzggeschwindigkeit c_0 , unterhalb der keine Wellenausbreitung möglich ist. Beide mechanischen Kräfte (Kapillarität und Gravitation) sind hier gleichermaßen an der Wellenausbreitung beteiligt, d.h. das Minimum ergibt sich sowohl aus der Gleichsetzung der beiden Gleichungsterme als auch als Minimum für die Gesamtkurve.

Gleichung (4) hat für

$$\lambda = 2\pi \sqrt{\frac{\sigma}{\rho g}} \quad \text{ein Minimum} \quad (8)$$

Damit ergibt sich die minimale Ausbreitungsgeschwindigkeit für Wasseroberflächenwellen mit

$c_0 = 23,3 \text{ cm/s}$ und $\lambda_0 = 1,74 \text{ cm}$ entsprechend einer Frequenz von 13,4 Hz.

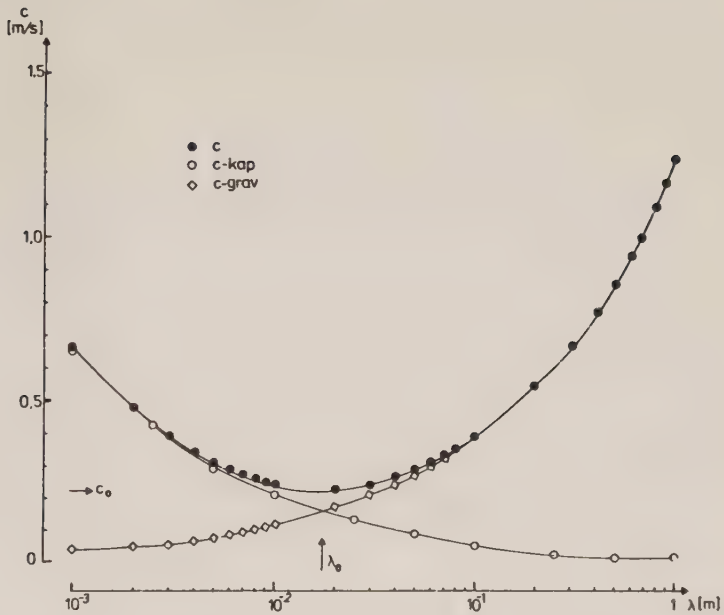


Abb. A 1: Beziehungen zwischen Wellenlänge und Fortpflanzungsgeschwindigkeit (Phasengeschwindigkeit) für Wasseroberflächenwellen. Die Werte c_0 bzw. λ_0 geben die Minima an; eine Unterschreitung ist nicht möglich, weil unterhalb dieser Werte keine Wellenausbreitung möglich ist. Getrennte und kombinierte Darstellung der Werte für Gravitations- und Kapillarwellen. (c_{grav} resp. c_{kap} .)

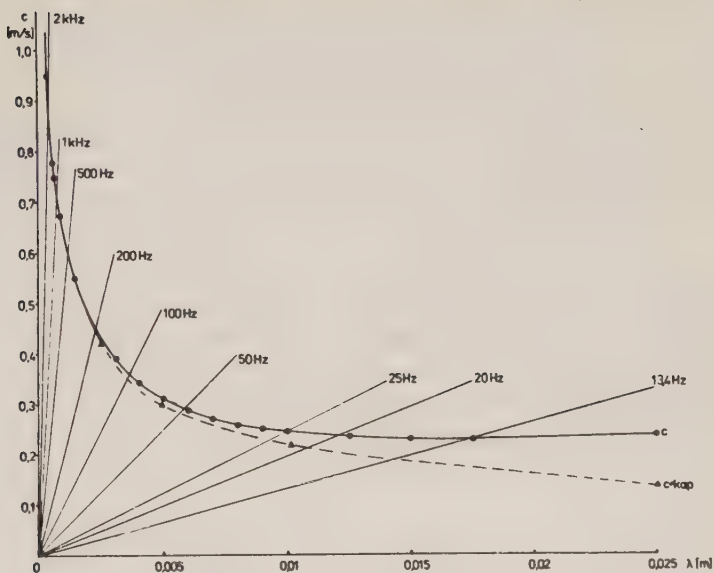


Abb. A 2: Die Abhängigkeit von Wellenlänge, Phasengeschwindigkeit und Frequenz für reale Wasseroberflächenwellen. Die Gruppengeschwindigkeit bei bekannten Frequenzanteilen kann jeweils durch Anlegen einer Tangente an die Kurve c im Punkt für die Wellenlänge (oder an den Schnittpunkt dieser mit der Frequenzgeraden) und deren Schnittpunkt mit der Ordinate (c -Achse) ermittelt werden.

Alle bisher genannten Beziehungen gelten genau genommen nur für mathematische Schwingungen, d.h. für endlose Wellenausbreitungsvorgänge. Jedes natürliche, biologische Signal bildet jedoch durch seine "Hüllkurve" ein "Wellenpaket" aus, d.h. es enthält neben dem "Trägersignal" ein breiteres Frequenzspektrum. Weil seine Einzelfrequenzen sich mit unterschiedlicher Geschwindigkeit ausbreiten und fortlaufend neue Überlagerungsprodukte bilden, erleidet es über seiner Ausbreitungsstrecke eine starke Veränderung, es "zerfließt". Die ursprüngliche Information wird verändert, geht verloren.

Maßgebend für die Ausbreitungsgeschwindigkeit des Wellenpaketes ist nicht mehr die Fortpflanzungsgeschwindigkeit c (auch als Phasengeschwindigkeit bezeichnet) der Einzelfrequenzen, sondern die "Gruppengeschwindigkeit" c_g die die Ausbreitung des durch Superposition entstehenden Amplitudenmaximums beschreibt. Für Gruppen, deren Wellenlängen λ sich um λ_g konzentrieren, gilt nach der sogenannten Rayleigh'schen Gleichung:

$$c_g = c - \lambda_g \cdot \left[\frac{dc}{d\lambda} \right] \lambda_g \quad (9)$$

Das heißt, die Gruppengeschwindigkeit ist außer von der Phasengeschwindigkeit c auch von deren Änderung über λ abhängig. Nur für den dispersionsfreien Fall, d.h. für $\lambda_g = \lambda_0$ sind c und c_g identisch.

Für reine Schwerewellen gilt mit (9) (normale Dispersion $\frac{dc}{d\lambda} > 0$)

$$c_g = c - \lambda \frac{1}{2} \sqrt{\frac{g}{2\pi\lambda}} = c - \frac{c}{2} = \frac{c}{2} \quad (10)$$

und für reine Kapillarwellen (anomale Dispersion $\frac{dc}{d\lambda} < 0$)

$$c_g = \frac{3}{2} c \quad (11)$$

Daraus folgt, daß bei Schwerewellen das Amplitudenmaximum am hinteren Ende der Gruppe entsteht, diese durchläuft und an der Front verschwindet; bei Kapillarwellen durchläuft das Amplitudenmaximum die Gruppe von der Front zum Ende.

In beiden Kurvenästen (Abb. A. 1) hängt c von λ ab, d.h. sowohl bei Schwere- als auch bei Kapillarwellen tritt Dispersion auf: Für Schwerewellen ist $c \sim \sqrt{\lambda}$, es liegt also normale Dispersion vor; bei Kapillarwellen ist $c \sim 1/\sqrt{\lambda}$, damit liegt anomale Dispersion vor.

In Abb. A. 2 ist der nutzbare Frequenzbereich von 13,4 Hz bis 2 kHz in seiner Abhängigkeit von λ und c dargestellt.

Die oben dargestellten Zusammenhänge gelten streng genommen nur für ebene Wellen, können aber mit guter Näherung auf Kreiswellen übertragen werden, sofern der Radius sehr groß gegen die Wellenlänge ist

$$(r \gg \lambda).$$

Wasseroberflächenwellen sind nicht nur auf die Oberfläche beschränkt, sondern auch darunter noch nachweisbar. Wegen der starken Dämpfung ist die Tiefenwirkung auf die unmittelbare Oberflächennähe beschränkt; die Eindringtiefe ist von der Wellenlänge abhängig und nimmt sehr schnell exponentiell mit zunehmender Wassertiefe ab.

Für die Tiefendämpfung von Kapillarwellen gibt Wieghardt (1943) für

$\lambda = 1$ mm bei einer Tiefe von $\lambda/3$ eine Dämpfung auf 1/100 des Maximalwertes an, wobei dieser nicht an der Oberfläche direkt anzusiedeln ist, sondern ganz dicht unter der Wasseroberfläche liegt, weil die Dissipationsverluste direkt in der Grenzschicht maximale Werte annehmen.

Bei Schwerewellen nimmt die Wasserbewegung innerhalb der Stromlinien mit zunehmender Tiefe exponentiell ab und erreicht bei Wassertiefen in der Größe von λ nur noch 1/500 (Prandtl et al 1969) der Ausgangsamplitude.

LITERATURVERZEICHNIS

- Adrian, E.D.; Craig, K.L.W. und R.S. Sturdy: The electrical response of the auditory mechanism in cold-blooded vertebrates. *Proc. Roy. Soc.* 125 B, 435-455 (1938)
- Ariens Kappers, C.U.; Huber, G.C. und E.C. Crosby: The comparative anatomy of the nervous system of vertebrates, including man. New York: Hafner Publishing Co. 1967
- Ariens Kappers, C.U. und E. Hammer: Das Zentralnervensystem des Ochsenfrosches. *Psychiag. neurol. Bio.*, Amst. 22, 368-415 (1918)
- Autrum, H.: Eine Theorie der Schallwahrnehmung für Luftarthropoden. *Verh. Dtsch. Zool. Ges.* 38, 125-134 (1956)
- Autrum, H.: Über Lautäußerungen und Schallwahrnehmungen bei Arthropoden. II. Das Richtungshören von Locusta und Versuch einer Hörtheorie für Thympanalorgane vom Locustidentyp. *Z. vergl. Physiol.* 28, 326-352 (1941)
- Autrum, H.: Schallempfang bei Mensch und Tier. *Naturwissenschaften* 30, 69-85 (1942)
- Autrum, H.: Orientierung der Tiere. *Ergebn. Biol.* 26, 1-313 (1963)
- Autrum, H.; Schwartzkopff, J. und H. Swoboda: Der Einfluß der Schallrichtung auf die Tympanalpotentiale von Locusta migratoria. *L. Biol. Zbl.* 80, 385-402 (1961)
- Babkoff, H.; Sutton, S. und M. Barris: Binaural interaction of transients: interaural time and intensity asymetrie. *J. acoust. Soc. Amer.* 53 (4), 1028-1036 (1973)
- Baird, J.L.: Anatomical features of the inner ear in submammalian Vertebrates. in: Handbook of Sensory Physiology, 159-212. Vol. V, 1, Auditory System. Edtrs. Keidel, W.D. und W.D. Neff, Berlin, Heidelberg, New York: Springer Verlag 1974
- Batteau, D.: Listening with the naked ear. in: Neuropsychology of spatially orientated Behavior, S. 7, Freedman Ed. Dorsey Homewood, Ill. 1968
- v. Békesy, G.: Über die Entstehung der Entfernungsempfindung beim Hören. *Akust. Z.* 3, 21-31 (1938)
- v. Békesy, G.: Experiments in Hearing, McGraw Hill: New York 1960
- v. Békesy, G.: Hearing theories and complex sounds. *J. acoust. Soc. Amer.* 35, 588-601 (1963)
- Beranek, L.: Acoustic Measurements. New York, London, Sidney: John Wiley and Sons Inc. 1965
- van Bergeijk, W.A.: Observations on models of the basilar papilla of the frog's ear. *J. acoust. Soc. Amer.* 29, 1159-1162 (1957)
- van Bergeijk, W.A. und E. Witschi: The basilar papilla of the anuran ear. *Acta Anat.* 30, 81-91 (1957)

- Blair, W.F.: Mating call in speciation of anuran amphibians.
Americ.Nat. 92, 27-51 (1958)
- Blair, W.F.: Acoustic Behaviour of Amphibia.
in: Acoustic Behavior of Animals.
Ed. Busnel, R.G., Amsterdam, London, New York:
Elsevier Publishing Co. 1963
- Blair, A.P.: Population structure in toads.
Americ. Naturalist 77, 563-568 (1943)
- Blaubert, J.: Sound localisation in the median plane.
Acoustica 22, 205-213 (1969)
- Boerger, G.; Gruber J. und R.Klinke: Interaurales Übersprechen bei der Katze.
Naturwissenschaften 5, 234 (1968a)
- Boerger, G.; Gruber J. und R.Klinke: Die Übersprechdämmung von Ohr zu Ohr
bei der Katze.
Pflügers Arch.ges.Physiol. 300 (1), 95 (1968a)
- Bogert, C.M.: The influence of sound on the behavior of amphibians
and reptiles.
in: Animal Sounds and Communication.
Ed. Lanxon W.E. und W.N. Tavolga, Washington;
Amer.Inst.Biol.Sci. 1960
- Boord, R.L.: Ascending projections of the primary cochlear nuclei and
nucleus laminaris in the pigeon.
J.comp.Neurol. 133 523-530 (1968)
- Borucki, H.: Einführung in die Akustik.
Mannheim, Wien, Zürich: Bibliographisches Institut 1973
- Bud6, A.: Theoretische Mechanik.
Berlin: VEB Deutscher Verlag der Wissenschaften 1969
- Campbell, C.B.G. und R.L.Boord: Central auditory pathways of Nonmammalian
Vertebrates, 337-362
in: Handbook of Sensory Physiology, Vol. V, 1,
Auditory System. Edtrs. Keidel, W.D. und W.D. Neff,
Berlin, Heidelberg, New York: Springer Verlag 1974
- Capranica, R.R.: The evoked vocal response of the bullfrog - a study of
communication by sound.
M.I.T. Res. Monogr. 33, Cambridge/Mass. M.I.T. Press 1965
- Capranica, R.R.: Vocal Response of the bullfrog to natural and synthetic
mating calls.
J.acoust.Soc. Amer. 40, 1131-1139 (1966)
- Capranica, R.R.: The vocal repertoire of the bullfrog (*Rana catesbeiana*)

- Capranica, R.R. und L.S. Frishkopf: Responses of auditory units in the medulla of the cricket Frog.
J. acoust. Soc. Amer. 40, 1263 (1966)
- Capranica, R.R.; Frishkopf, L.S. und E. Nevo: Encoding of geographic dialects in the auditory system of the cricket frog.
Science 182, 1272-1275 (1973)
- Capranica, R.R. Flock, A. und L.S. Frishkopf: Microphonic response from the inner ear of the bullfrog.
J. acoust. Soc. Amer. 40, 1262 (1966)
- Capranica, R.R. und A.J.M. Moffat: Excitation, inhibition and "desinhibition" in the inner ear of the toad (Bufo)
J. acoust. Soc. Amer. 55, 480 (1974a)
- Capranica, R.R. und A.J.M. Moffat: Frequency sensitivity of auditory fibers in the eighth nerve of the spadefoot toad *Scaphiopus couchi*.
J. acoust. Soc. Amer. 55, Supp. 585 (1974c)
- Capranica, R.R. und A.J.M. Moffat: Auditory responses from the sacculle: further evidence for the mechanical origin of inhibition.
J. acoust. Soc. Amer. 56, Suppl. 12 (1974d)
- Coleman, P.D.: Dual rôle of frequency spectrum in determination of auditory distance.
J. acoust. Soc. Amer. 44, 631-632 (1968)
- Cremer, L.: Wissenschaftliche Grundlagen der Raumakustik.
I. Geometrische Raumakustik, Stuttgart S. Hirzel (1948)
III. Wellentheoretische Raumakustik, Leipzig: S. Hirzel 1960
- Deatherage, B.H.: Examination of binaural interaction.
J. acoust. Soc. Amer. 39, 232-249 (1966)
- Domnitz, R.: The interaural time as a simultaneous function of interaural time and interaural amplitude.
J. acoust. Soc. Amer. 53, 1549-1559, (1973)
- Erulkar, S.D.: Comparative aspects of spatial location of sound.
Phys. Rev. 52, 237-360 (1972)
- Evans, E.F. und P.G. Nelson: The response of single neurons in the cochlear nucleus of the cat as a function of their location and the anaesthetic state.
Exp. Brain Res. 17, 402-427 (1973)
- Fay, R.R.: Auditory frequency discrimination in vertebrates.
J. acoust. Soc. Amer. 56, 206-209 (1974)

- Feldtkeller, R. und E. Zwicker: Das Ohr als Nachrichtenempfänger.
Stuttgart: S. Hirzel 1956
- Feng, A. S. und R. R. Capranica: Evidence for binaural representation in the dorsal nucleus of the bullfrog (*Rana catesbeiana*).
J. acoust. Soc. Amer. 55, 52 (1974)
- Feng, A. S. und R. R. Capranica: Binaural interaction in the superior olivary nucleus of the green treefrog (*Hyla cinerea*).
J. acoust. Soc. Amer. 55, 52 (1974)
- Feng, A. S.; Narins, P. M. und R. R. Capranica: Three populations of primary auditory fibers in the bullfrog (*Rana catesbeiana*): their peripheral origins and frequency sensitivities.
J. comp. Physiol. 100, 221-229 (1975)
- Feng, A. S.; Gerhard, H. C. und R. R. Capranica: Sound localisation behavior of the green treefrog (*Hyla cinerea*) and the Barking Treefrog (*H. gratiola*).
J. comp. Physiol. 107, 241-252 (1976)
- Ferguson, D. E. und H. F. Landreth: Celestial orientation of Fowlers Toad (*Bufo Fowleri*).
Behavior 26, 105-123 (1966)
- Flock, A. und B. Flock: Ultrastructure of the amphibian papilla in the bullfrog.
J. acoust. Soc. Amer. 40, 1262 (1966)
- Frishkopf, L. S.: Evidence for two auditory receptor organs in the inner ear of the bullfrog.
J. acoust. Soc. Amer. 35, 793 (1963)
- Frishkopf, L. S. und R. R. Capranica: Auditory responses in the medulla of the bullfrog. Comparison with Eight-Nerve responses.
J. acoust. Soc. Amer. 40, 1262-1263 (1966)
- Frishkopf, L. S.; Capranica, R. R. und M. H. Goldstein: Neural coding in the bullfrogs auditory system, a teleological approach.
Proc. IEEE 56, 969-980 (1968)
- Frishkopf, L. S. und A. Flock: Ultrastructure of the basilar papilla in the bullfrog.
J. acoust. Soc. Amer. 41, 1578 (1967)
- Frishkopf, L. S. und A. Flock: Ultrastructure of the basilar papilla, an auditory organ of the bullfrog.
Acta oto-laryngol 77, 176-185 (1974)
- Frishkopf, L. S. und C. D. Geisler: Peripheral origin of auditory responses recorded from the eighth nerve of the bullfrog.
J. acoust. Soc. Amer. 40, 469-472 (1966)
- Frishkopf, L. W. und M. H. Goldstein, Jr.: Responses to acoustic stimuli from single units in the eighth nerve of the bullfrog.
J. acoust. Soc. Amer. 35, 1219-1228 (1963)

- Fuller, P.M. und S.O.Ebbeson: Central projections of the trigeminal nerve in the bullfrog (*Rana catesbeiana*)
J.Comp.Neurol. 152, 193-201 (1973)
- Geisler, C.D.; van Bergeijk, W.A. und L.S.Frishkopf: The inner ear of the bullfrog.
J. Morph. 114, 43-58 (1964)
- Gerhardt, H.C.: Mating call differences between eastern and western population of the treefrog *Hyla chrysoscellis*.
Copeia, 534-536 (1974)
- Gerhardt, H.C.: The significance of some spectral features in mating call recognition in the green treefrog (*Hyla cinera*).
J.exp.Biol. 61, 229-241 (1974)
- Gerhardt, H.C.: The vocalisations of some tree frogs: acoustical and behavioral analysis.
Behavior 49, 130-141 (1974)
- Gesteland, R.C.; Howland, B.; Lettvin, J.Y. und W.H.Pitts: Comments on Microelectrodes.
Proc. of the IRE 47, 1856-1862 (1959)
- Goerner, P.: The importance of the lateral line system for the perception of surface waves in the clawed toad *Xenopus laevis*.
Experientia 29, 295-296 (1973)
- Gregory, K.M.: Central projections of the eighth nerve in frogs.
Brain Behavior 5, 70-88 (1972)
- Grofova und N.Corvaja: Commissural projection from the nuclei of termination of the VIIIth cranial nerve in the toad.
Brain Res. 42, 189-195 (1972)
- Grözinger, B.: Elektrophysiologische Untersuchungen an der Hörbahn der Schleie (*Tinca tinca*).
Z.vergl.Physiol. 57, 44-76 (1967)
- Grözinger, B. und J.Schwartzkopf: Elektrische Potentiale nach Schallreizung im Fischgehirn.
Naturwissenschaften 54, 446 (1967)
- Gurin, S.S.: Der Einfluß der Narkose auf die Reaktionspotentiale der tectalen akustischen Kerne der Taube (russisch).
Vest.Mosk.Univ.Biol. 117-119 (1969)
- Grinnell, A.D.: Comparative Physiology of Hearing.
Ann.Rev. Physiol. 31, 545-579 (1969)
- Harris, G.G.: Binaural interactions of impulsive stimuli and pure tones.
J.acoust.Soc.Amer. 36, 2411-2413 (1964)

- Harris, J.D.: Sound shadow cast by head and ears.
J.acoust.Soc.Amer. 36, 1049 (A) (1964)
- Harrison, H.S.: On the perilymphatic spaces of the amphibian ear.
Int.J.Anat. 19, 221-261 (1902)
- Hebrank, J. und D.Wright: Are two ears necessary for location of sound sources in the median plane?
J.acoust.Soc.Amer. 56, 935-938 (1974)
- Henning, G.B.: Effect of interaural phase on frequency and amplitude discrimination.
J.acoust.Soc.Amer. 54, 1160-1178 (1973)
- Herrick, C.J.: The morphology of the forebrain in amphibia and reptilia.
J.comp.Neurol. 20, 413-547 (1910)
- Herrick, C.J.: The connections of the vomeronasal nerve, accessory olfactory bulb and amygdala in amphibia.
J.comp.Neurol. 33, 213-280 (1921)
- Herrick, D.J.: The amphibian forebrain. V. The olfactory bulb of Necturus.
J.comp.Neurol. 53, 55-69 (1931)
- Herrick, D.J.: The amphibian forebrain. VII. The architectural plan of the brain.
J.comp.Neurol. 58, 481-505 (1933)
- Herrick, D.J.: The amphibian forebrain. VIII. Cerebral hemispheres and pallial primordia.
J.comp. Neurol. 58, 737-759 (1933)
- Herrick, D.J.: The amphibian forebrain. IX. Neuropil and other interstitial nervous tissue.
J.comp.Neurol. 59, 93-116 (1934)
- Herrick, D.J.: The amphibian forebrain. X. Localized functions and integrating functions.
J.comp. Neurol. 59, 239-266 (1934)
- Heusser, H.: Zur Laichplatzorientierung der Erdkröte, Bufo bufo (L).
Mitteil. Naturforsch. Ges. Schaffhausen 28, 1-12 (1964)
- Herter, K.: Die Physiologie der Amphibien.
Handbuch der Zoologie, Band 4, Berlin:
de Gruyter & Co. 1941
- Hirsch, H.R.: Perception of the range of a sound source of unknown strength.
J.acoust.Soc.Amer. 43, 373-374 (1968)
- Hoefl, L.O.; Ackermann, E. und A.Anthony: Measurement of the displacements and nonlinearities of the Guinea-Pig tympanum.
J.acoust.Soc.Amer. 36(10) 1836-1844 (1964)

- Holt, R.E. und W.R. Thurlow: Subject orientation and judgement of distance of a sound source.
J.acoust.Soc.Amer. 46, 1584-1585 (1969)
- v.Hornbostel, E.M. und M.Wertheimer: Über die Wahrnehmung der Schallrichtung
S.-B.Preuß, Akad.Wiss.Berlin 15, 388-396 (1920)
- Hotta, T.: Response patterns of the auditory units in the frogs medulla oblongata.
J.Physiol. Soc.Jap. 30, 779-783 (1968)
- Jungfer, W.: Wie findet die Erdkröte ihr Laichgewässer?
Kosmos 3, 136-138 (1951)
- Johnson, F.C.: Gene tic incompatibility in the call races of Hyla versicolor Le Conte in Texas.
Copeia, 327-335 (1959)
- Kallert, Siegfried: Telemetrische Mikroelektrodenuntersuchungen am corpus geniculatum mediale der wachen Katze.
Habilitationsschrift an der Med.Fakultät der Friedrich-Alexander Universität Erlangen/Nürnberg (1974)
- Karten, H.J.: The organisation of the ascending auditory pathway in the pigeon (Columba livia). I. Diencephalic projections of the inferior colliculus (Nucleus mesencephali, lateralis, pars dorsalis).
Brain Res. 6, 409-427 (1967)
- Kaulen, R.; Lifschitz, W.; Palazzi, C. und H.Adrian: Binaural interaction in the inferior colliculus of the frog.
Exp. Neurol. 37, 3, 469-480 (1972)
- Kemali, M. und V.Braitenberg: Atlas of the frogs brain.
Berlin, Heidelberg, New York: Springer Verlag 1969
- Kleerekoper, H. und K.Sibabin: A study of hearing in frogs, Rana pipiens and clamitans.
Z.vergl.Physiol. 41, 490-499 (1959)
- Kiang, N., Y.-S.: Discharge patterns of single fibers in the cat's auditory nerve.
M.I.T.Res.Monogr. 35, Cambridge, Mass.: M.I.T.Press 1965
- Lambert, R.M.: Dynamik theory of sound-source localisation.
J.acoust.Soc.Amer. 56, 165-171 (1974)
- Landreth, H.F. und D.Ferguson: The sun compass of Fowlers Toad, Bufo woodhouse Fowleri.
Behavior 30, 25-43 (1968)
- Larsell, O.: The cerebellum of the frog.
J.comp.Neurol. 36, 89-112 (1923)

- Larsell, O.: The Nucleus isthmi of the frog.
J.comp.Neurol. 36, 309-322 (1923)
- Larsell, O.: The comparative anatomy and histology of the cerebellum from myxinoids through birds.
Univ.of Minnesota Press: Minneapolis, VIII 1967 .
- Larsell, O.: The differentiation of the peripheral and central acoustic apparatus of the frog.
J.comp. Neurol. 60, 473-527 (1934)
- Leppelsack, H.J.: Funktionelle Eigenschaften der Hörbahn im Feld L des Neostriatum caudale des Staren (*Sturmus vulgaris* L.Aves).
J.comp. Physiol. 88, 271-320 (1974)
- Levenko, B.A.: Methode der Ableitung von Reaktionspotentialen des Frosches unter chronischen Versuchsbedingungen. (russ.)
NAUE, DOKEI. VYS. SKOL, Biol.Nauki 12, 147-148 (1968)
- Lewitt, H. und E.A. Lundry: Some properties of the vector model for binaural hearing.
J.acoust.Soc.Amer. 39, 1232 (A) (1966)
- Liff, H.: Responses from single auditory units in the eighth nerve of the leopard frog.
J.acoust.Soc.Amer. 45, 512-513 (1969)
- Liff, H.; Goldstein, M.H. Jr.; Frishkopf, L.S. und C.D. Geisler: Best inhibitory frequencies of complex units in the eighth nerve of the bullfrog.
J.acoust.Soc.Amer. 44, 635-636 (1968)
- Littlejohn, M.: Call-discrimination and potential reproductive isolation in *Pseudacris triseriata* females from Oklahoma.
Copeia 370-371 (1960)
- Littlejohn, M.; Fouquette, M.J. und C. Johnson: Call-discrimination by female frogs of the *hyla versicolor* complex.
Copeia 47-49 (1960)
- Littlejohn, J. und J.J. Loftus-Hills: An experimental evaluation of premating isolation in the *hyla ewingi* complex (Anura: Hylidae).
Evolution 22, 659-663 (1968)
- Littlejohn, M.J. und A.A. Martin: Mating call structure in three sympatric species of *Limnodynastes* (Anura: Leptodactylidae).
Copeia 4, 509-511 (1965)
- Littlejohn, M.J. und A.A. Martin: Acoustic interaction between two species of leptodactylid frogs.
Anim. Behavior 17, 785-791 (1969)
- Loftus-Hills, J.J.: Neural correlates of acoustic behavior in the Australian bullfrog, *Limnodynastes dorsalis* (Anura: Leptodactylidae).
Z. vergl. Physiol. 74, 140-152 (1971)

- Loftus-Hills, J.J.: Analysis of an acoustic pacemaker in Strecker's Chorous Frog.
J.comp.Physiol. 90, 75-87 (1972)
- Loftus-Hills, J.J. und B.M.Johnstone: Auditory function, communication and the brain evoked response in anuran amphibians.
J.acoust.Soc.Amer. 47, 1131-1138 (1970)
- Lombard, R.E. und I.R.Straughan: Functional aspects of anuran middle ear structures.
J.Exp. Biol. 61, 71-93 (1974)
- Markl, H. und Wiese, K.: Die Empfindlichkeit des Rückenschwimmers *Notonecta glauca* L. für Oberflächenwellen des Wassers.
Z.vergl.Physiol. 62, S. 413-420 (1969)
- Martoff, B.S. und E.F.Thompson: Reproductive behavior of the chorus frog *Pseudacris nigrita*.
Behavior 13, 243-258 (1958)
- Maynard, E.A.: The aquatic migration of the toad, *Bufo americanus* (Le Conte).
Copeia 1934, 174-177 (1934)
- Meyer, E. und E.G.Neumann: Physikalische und technische Akustik.
Braunschweig: Vieweg und Sohn 1967
- Mills, A.W.: On the minimum audible angle.
J.acoust.Soc.Amer. 30, 237-246 (1958)
- Mills, A.W.: Lateralisation of high frequency tones.
J.acoust.Soc.Amer. 32, 132-134 (1960)
- Molino, J.: Perceiving the range of a sound source when the direction is known.
J.acoust.Soc.Amer. 53, 1301-1304 (1973)
- Moffat, J.M. und R.R.Capranica: Auditory sensitivity of the saccule in the american toad (*Bufo americanus*)
J.comp.Physiol. 105, 1-8 (1976)
- Mudry, K.M. und R.R.Capranica: Evoked potential activity in the auditory thalamus of the bullfrog. Responses related to call detection.
J.acoust.Soc.Amer. 59, S. 18 (1976)
- Mullinger, A.M. und J.J.B.Smith: Some Aspects of the gross and fine structure of the amphibian papilla in the labyrinth of the newt.
Tissue and Cell 1, 403-416 (1969)
- Olson, E.C.: The middle ear - morphological types in Amphibians and Reptiles.
Amer. Zool. 6, 339-419 (1966)
- Olson, H.F.: Elements of acoustical Engineering.
2nd Ed. D.van Nostrand Comp. 1947

- Olson, H.F.: Field typ acoustic wattmeter.
J. Aud. Eng. Soc. 22, 321-327 (1974)
- Opdam, P.; Kemali, M. und R. Nieuwenhuys: Topological analysis of the brain stem of the frogs (*Rana esculenta* und *Rana catesbeiana*).
J. comp. Neurol. 165, 307-332 (1967)
- Payne, R.S.: Acoustic location of prey by barn owls (*Tyto Alba*).
J. exp. Biol. 54, 535-573 (1971)
- Potter, H.D.: Patterns of acoustically evoked discharges of neurons in the mesencephalon of the bullfrog.
J. Neurophysiol. 28, 1155-1184 (1965)
- Potter, H.D.: Mesencephalic auditory region of the bullfrog.
J. Neurophysiol. 28, 1132-1154 (1965)
- Pritz, M.B.: Ascending connections of a midbrain auditory area in a crocodile, *Calman crocodilus*.
J. comp. Neurol. 153, 199-213 (1974)
- Prandtl, L.; Oswattisch, K. und K. Wieghardt: Strömungslehre. Führer durch die Braunschweig: Vieweg und Sohn 1969
- Radionova, E.A.: Electrophysiological characteristics of auditory activity in the frog medulla.
Fed. Proc. 23, 227-229 (1964)
(translated from Fiziol. Zg. CSSR 49, 2 (1963))
- Ross, D.A.: Electrical studies of the frog's labyrinth.
J. Physiol. 86, 117-146 (1936)
- Robbins, R.G.; Bauknight, B.S. und M.D. Honrubia: Anatomical distribution of efferent fibers in the VIIIth cranial nerve of the bullfrog (*Rana catesbeiana*)
Acta oto-laryng 64, 436-448 (1967)
- Rudolph, P.: Zum Ortungsverfahren von Gysin substriatus Steph.
Z. vergl. Physiol. 56, 341-375 (1967)
- Sachs, M.B.; Young, E.D. und R.H.L. Lewis: Discharge patterns of single fibers in the pigeon auditory nerve.
Brain Res. 70, 431-447 (1974)
- Sachs, M.B.: Responses to acoustic stimuli from single units in the eighth nerve of the green frog.
J. acoust. Soc. Amer. 36, 1956-1958 (1964)
- Sachs, M.B. und N.Y.S. Kiang: Two-Tone inhibition in auditory nerve fibers.
J. acoust. Soc. Amer. 43, 1120-1128 (1969)

- Schief, A.: Bionik: Technisches Peilgerät nach dem Vorbild der Mücken. Umschau 72 (22), 721-724 (1972)
- Schneider, H.: Die Paarungsrufe einheimischer Froschlurche (Discoglossidae, Pelobatidae, Bufonidae, Hylidae). Z. Morph. Ökol. Tiere 57, 119-156 (1966)
- Schneider, H.: Bio-Akustik der Froschlurche. Stuttgarter Beiträge der Naturkunde 152 (1966)
- Schneider, H.: Die Paarungsrufe einheimischer Ranidea (Anura, Amphibia). Bonn. zool. Beitr. 1/2 (24) 51-61 (1973)
- Schmidt, R.S.: Frog labyrinthine efferent impulses. Acto oto-laring 56, 51-64 (1962)
- Schmidt, R.S.: Hearing and responses to calls in anurens. Behavior 23, 280-293 (1964)
- Schmidt, R.S.: Amphibian acoustico - lateralis efferents. J. cell. comp. Physiol. 65, 155-162 (1965)
- Schmidt, R.S.: Preoptic activation of frog mating behavior. Behavior 30, 239-257 (1968)
- Schmidt, R.S.: Preoptic activation of mating call orientation in female anurens. Behavior 35, 114-127 (1969)
- Shaw, E.A.G.: The external ear, 455-490 in: Handbook of Sensory Physiology, Vol. 1, V.1, Auditory System. Edtrs. Keidel, W.D. und W.D. Neff, Berlin, Heidelberg, New York: Springer Verlag 1974
- Shaw, E.A.G.: Earcanal pressure generated by a free sound field. J. acoust. Soc. Amer. 39, 465-470 (1966)
- Sinyor, A. und C.A. Laszlo: Acoustic behavior of the outer ear of the guinea pig and the influence of the middle ear. J. acoust. Soc. Amer. 54, 916-921 (1973)
- Schwartzkopff, J.: Untersuchungen über die Arbeitsweise des Mittelohres und das Richtungshören der Singvögel unter Verwendung von Cochlea-Potentialen. Z. vergl. Physiol. 34, 46-68 (1952)
- Schwartzkopff, J.: Hearing. Ann. Rev. Physiol. 29, 485-512 (1967)
- Schwartzkopff, J.: Die Verarbeitung von akustischen Nachrichten im Gehirn von Tieren verschiedener Organisationshöhen. in: Arbeitsgemeinschaft für Forschung des Landes NRW 196 7-46, (1969)

- Schwartzkopff, J.: Die akustische Lokalisation bei Tieren.
Erg.Biol. 25, 136-176 (1962)
- Sommerfeld, A.: Vorlesung über theoretische Physik, Bd. 2, Mechanik der deformierbaren Medien, Kap. 5, Theorie der Wellen, S.151
Leipzig: Akad. Verlagsgesellschaft 1964
- Starr, A. und M. Don: Responses of squirrel monkey
medial geniculate units to binaural click stimuli.
J. Neurophysiol. 35 (4), 501-517 (1972)
- Strother, W.F.: The electrical response to the auditory mechanism in the
bullfrog (*Rana catesbeiana*).
J.comp.Physiol. Psychol. 52, 157 162 (1959)
- Strother, W.F.: Hearing in frogs.
J. Aud. Res. 3, 279-286 (1962)
- Supin A.J. und W. Guselnikov: Die Vertretung des Seh-, Gehör- und somato-
sensorischen Analysators in den Hemisphären des Vorderhirns
des Frosches (*Rana temp.*) (russ.)
Fiziol. ZSSR 50, 426-434 (1964)
- Trendelenburg, F.: Einführung in die Akustik.
Berlin, Göttingen, Heidelberg: Springer Verlag 1969
- Vasilev, B.D.; Levenko, B.A. und V.D. Iljitshev: Evoked potentials of the
acoustic nuclei and the features typifying hearing in the
grassfrog (russ.).
F.Z. SSSR 55 (12), 1457-1464 (1969)
- Webster, W.R. und L.M. Aitkin: Evoked Potential and single unit studies of
neuronal mechanism underlying the effects of repetitive
stimulation in the auditory path way.
Electroencephal. clin. Neurophysiol. 31, 581-592 (1971)
- Wever, E.G. und C.W. Bray: A comparative study of hearing in vertebrates.
Psychol. Bull. 33, 607 (1936)
- Wever, E.G.: The ear and hearing in the frog, *Rana pipiens*.
J. Morph. 141, 461-478 (1973)
- Wever, E.G.: The labyrinthine sense organs of the frog.
Proc. Nat. Acad. Scie. USA 70, No. 2, 498-502 (1973)
- Wever, E.G.: The evolution of vertebrate hearing, S.423-454
in: Handbook of Sensory Physiology, Vol. V, 1,
Auditory System, Edtrs. Keidel, W.D. und W.D. Neff,
Berlin, Heidelberg, New York: Springer Verlag 1974
- Wever, E.G. und J.A. Vernon: Auditory response in the spectacled calman.
J. cell. comp. Physiol. 50, 333-340 (1957)

- Wickler, W. und U. Seibt: Rufen und Antworten bei *Kassina senegalensis*,
Bufo regularis und anderen Anuren.
Z. Tierpsychol. 34, 524-537 (1974)
- Wieghardt, K.: Über Kapillarwellen mit Oberflächenzähigkeit.
Physikal. Zeitschrift 44, 101-108 (1943)
- Wiener, F.M.: Sound diffraction by rigid spheres and circular cylinders.
J. acoust. Soc. Amer. 19, 444-451 (1947)
- Worden, F.G.; Marsh, J.T. und F.J. Bremner: Electrophysiological analog of
the interaural Time-Intensity-Trade.
J. acoust. Soc. Amer. 39, 1086-1089 (1966)
- Yerkes, R.M.: The sense of hearing in frogs.
J. comp. Neurol. Psychol. 15 (4), 279-304 (1905)
- Zwislocki, I.: Acoustic attenuation between the ears.
J. acoust. Soc. Amer. 25, 752-759 (1953)
- Zwislocki, I. und R. S. Feldman: Just noticeable differences in dichotic phase.
J. acoust. Soc. Amer. 28, 860-864 (1956)

L E B E N S L A U F

- 13.5.1940 Geboren in Wulfflatzke, Kreis Neustettin (Pommern)
Eltern: Paul-Ludwig Noeske, Landwirt,
 und Hildegard, geb. Klagge
- 1945 Heimatvertrieben nach Hörnum/Sylt
- 1946-1949 Besuch der Lagerschule Hörnum
- 1949 Umsiedelung nach Dusslingen/Tübingen und Eintritt
in die dortige Christliche Gemeinschaftsschule
- 1951 Aufnahme in das Kepler-Gymnasium Tübingen
- 1961 Abitur und Beginn des Studiums an der Eberhard-Karls-
Universität Tübingen (Biologie, Biochemie und Physiologie)
- 1967/68 Weiterführung des Studiums an der Ruhr-Universität Bochum
und Beginn einer Dissertation unter Leitung von
Prof. Dr. Schwartzkopff
- 1971 Eheschließung mit Frl. Jutta Breiderhoff
- 1972 Aufnahme in die Graduiertenförderung
- 1975 Geburt der Tochter Anika



